

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ

КОЛЛЕМБОЛ ФАУНЫ СССР

ОБЩАЯ ЧАСТЬ,
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ
СЕМЕЙСТВ И РОДОВ

Ответственные редакторы:

доктор биологических наук *Н. М. Чернова*
доктор биологических наук *Б. Р. Стриганова*



МОСКВА
«НАУКА»

1988

Определитель коллембол фауны СССР.— М.: Наука, 1988.— 214 с.
ISBN 5-02-005245-0

Определитель посвящен группе ногохвосток, или коллембол — массовых обитателей почвы, имеющих большое значение в почвообразовательных процессах и перспективных с точки зрения мониторинга окружающей среды. Обсуждаются морфология и экология коллембол. Приводятся сведения о методах исследования и технике микроскопирования. Охвачено около 300 родов и под-родов, приводятся синонимика и подробные диагнозы.

Для почвенных зоологов, энтомологов.

Составители:

А. Б. Бабенко, Н. А. Кузнецова, М. Б. Потапов,
С. К. Стебаева, Г. М. Ханисламова, Н. М. Чернова

Рецензенты:

доктор биологических наук *Р. Д. Жантеев*
доктор биологических наук *И. Х. Шарова*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Научный совет Академии наук СССР «Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира» считает важной задачей своей деятельности координацию работ по изучению фауны СССР. Предлагаемый читателю «Определитель коллембол фауны СССР» подготовлен авторами из разных городов и научных центров страны, работающими в области почвенной зоологии. Он продолжает серию определителей по фауне почв, начатую при жизни академика М. С. Гилярова.

Коллемболы — широко распространенная и многообразная группа мелких почвенных членистоногих, активно участвующих в регуляции почвенных сообществ, минерализации и гумификации органического вещества. Из-за быстрой реакции на любые изменения почвенных условий они являются перспективным объектом экологического мониторинга.

В СССР экологические исследования этой группы тормозятся недостатком вспомогательной литературы. Определительные таблицы по коллемболам имеются лишь для европейской части страны с далеко не полным охватом ее фауны. Настоящий «Определитель» значительно восполняет этот пробел. Он включает таблицы для почти 300 голарктических родов и подродов ногохвосток, найденных или могущих быть найденными на территории СССР. Авторы использовали современные достижения систематики коллембол, которая за последние 20 лет претерпела значительные изменения.

Общая часть определителя задумана как краткая сводка по морфологии, биологии и экологии группы.

Приводятся достаточно подробные диагнозы родов, их синонимика, обосновывается выбор соответствующих признаков в пределах каждого семейства. Основной целью было создание возможно более полных и удобных для практического использования таблиц.

В определитель включены рода, отмеченные в Голарктике, а не только на территории СССР. Учитывая широкие ареалы таксонов коллембол, слабую изученность отечественной фауны, а также изменения в систематике, можно ожидать нахождение представителей многих ранее не отмеченных групп на территории нашей страны. При составлении таблиц было учтено большинство таксономических исследований по частным систематическим группам и приняты наиболее обоснованные и общепринятые таксономические построения. В работе использованы системы Ж.-М. Беща, Л. Деарвана, П. Кассаньо, З. Массу, В. Ричардса, Й. Русека, А. Шептицкого, Я. Стаха. Родовые названия и типовые виды даны по каталогу родовых таксонов коллембол Эллиса и Беллинджера (Ellis, Bellingher, 1973, 1984). Значительные отличия в полноте диагнозов объясняются степенью изученности на современном уровне разных систематических подразделений коллембол. В работе приведена не полная синонимия, а лишь типичные младшие синонимы родов. Географические указания могут быть неполными, но призваны дать в целом представление об известном в настоящее время ареале таксона. При этом необходимо учитывать, что многие узкие ареалы скорее всего являются следствием их слабой изученности. Рисунки даны по первоописаниям или фундаментальным сводкам и ревизиям и дополнены оригинальными изображениями габитусов представителей основных родов.

Для выяснения распространения отдельных родов авторы проанализировали всю доступную им литературу, изучили разнообразные материалы по ногохвосткам из многих точек СССР. Большое количество таксонов отмечается впервые для территории страны, у многих родов ареалы расширены. Следует отметить крайнюю неравномерность изученности фауны коллембол разных регионов СССР. В настоящее время наиболее обширные фаунистические материалы имеются с территории европейской части СССР (кроме некоторых горных районов), юга Сибири, ряда районов Арктики, Дальнего Востока и Средней Азии. Вместе с тем обширные области, в том числе важные для понимания структуры фауны, практически не обследованы (в первую очередь Кавказ, Восточные Карпаты, восточные и центральные районы Сибири, Урал, Казахстан).

По замыслу авторов, данное издание должно предварять последующие выпуски видовых определителей коллембол по разным семействам.

Авторы выражают глубокую благодарность за ценные советы и предоставленную возможность использования специальной литературы Е. Ф. Мартыновой, Е. Л. Солнцевой, Ю. И. Чернову, В. Г. Челнокову и А. Шептицкому, а также коллембологам и почвенным зоологам, любезно предоставившим свои материалы: И. В. Второву, Т. В. Добролюбовой, В. А. Кнису, А. М. Кренице, Л. Т. Кутыревой, И. Т. Кучиеву, В. П. Мелецису, Л. П. Молодовой, Л. А. Нариманяну, О. И. Орлову, А. А. Прокопенко, З. К. Расуловой, М. В. Тарашук, З. М. Тарбе, В. И. Яворницкому.

Н. М. Чернова

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТАКСОНА

(Сост. С. К. Стебаева)

Отряд Collembola (коллемболы, ногохвостки) включает мелких первичнобескрылых насекомообразных членистоногих со специфическими брюшными придатками на I (вентральная трубка), III (зацепка) и IV (прыгательная вилка) сегментах (рис. 1). Они сближаются с типичными насекомыми по расчленению тела на три отдела (голову с одной парой сегментированных усиков, трехчленистую грудь с тремя парами ходильных ног, сегментированное брюшко) и некоторым особенностям внутреннего строения (наличие прилежащих тел, развитой грудной мускулатуры и др.). Однако брюшко Collembola состоит только из шести сегментов вместо 10—11, как у большинства насекомых. Ротовые части соответствуют таковым насекомых, но мандибулы и максиллы погружены внутрь головы, в так называемую буккальную полость (энтогнатность). Отличительные черты коллембол (кроме указанных): 4-члениковые (редко 6-члениковые) нитевидные усики; наличие максимум восьми простых, свободно расположенных омматидиев с каждой стороны головы; слияние голени и лапки в единый сегмент — тибіотарзус, оканчивающийся непарным коготком (у большинства есть также более мелкий вентральный коготок — эмподий). Превращение упрощенное, неполное, типа протоморфоза, с имагинальными линьками и без увеличения числа сегментов в постэмбриональный период. Примитивность группы проявляется также в отсутствии мальпигиевых сосудов, наружно-внутреннем осеменении, развитии трахейной системы лишь у немногих форм и других признаках (Гиляров, 1984).

ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ, ФИЛОГЕНИЯ

(Сост. С. К. Стебаева)

Collembola принадлежат к числу очень древних групп наземных членистоногих. Их ископаемые остатки (*Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926) обнаружены в окаменелых отложениях болот Шотландии и датируются нижним ярусом среднего девона. Интересно, что эта форма по последним данным относится к современному семейству (Greenslade, Whalley, 1986). Другая фоссильная форма — *Protentomobrya walkeri* Folsom, 1937 — описана из канадского янтаря и датируется меловым периодом. Коллемболы из Балтийского янтаря, формировавшегося в палеогене, принадлежат уже к современным родам (Беккер, 1947; Handschin, 1926, цит. по: Delamare Deboutteville, Massoud, 1968). Древность ногохвосток подчеркивали многие ученые, в частности Тилльярд (Tillyard, 1930), М. С. Гиляров (1958), А. Г. Шаров (1959), Хандшин (Handschin, 1958) и др.

Систематическое и филогенетическое положение коллембол в общей системе *Atelocerata* (= *Tracheata*) долгое время оставалось да и в настоящее время остается предметом

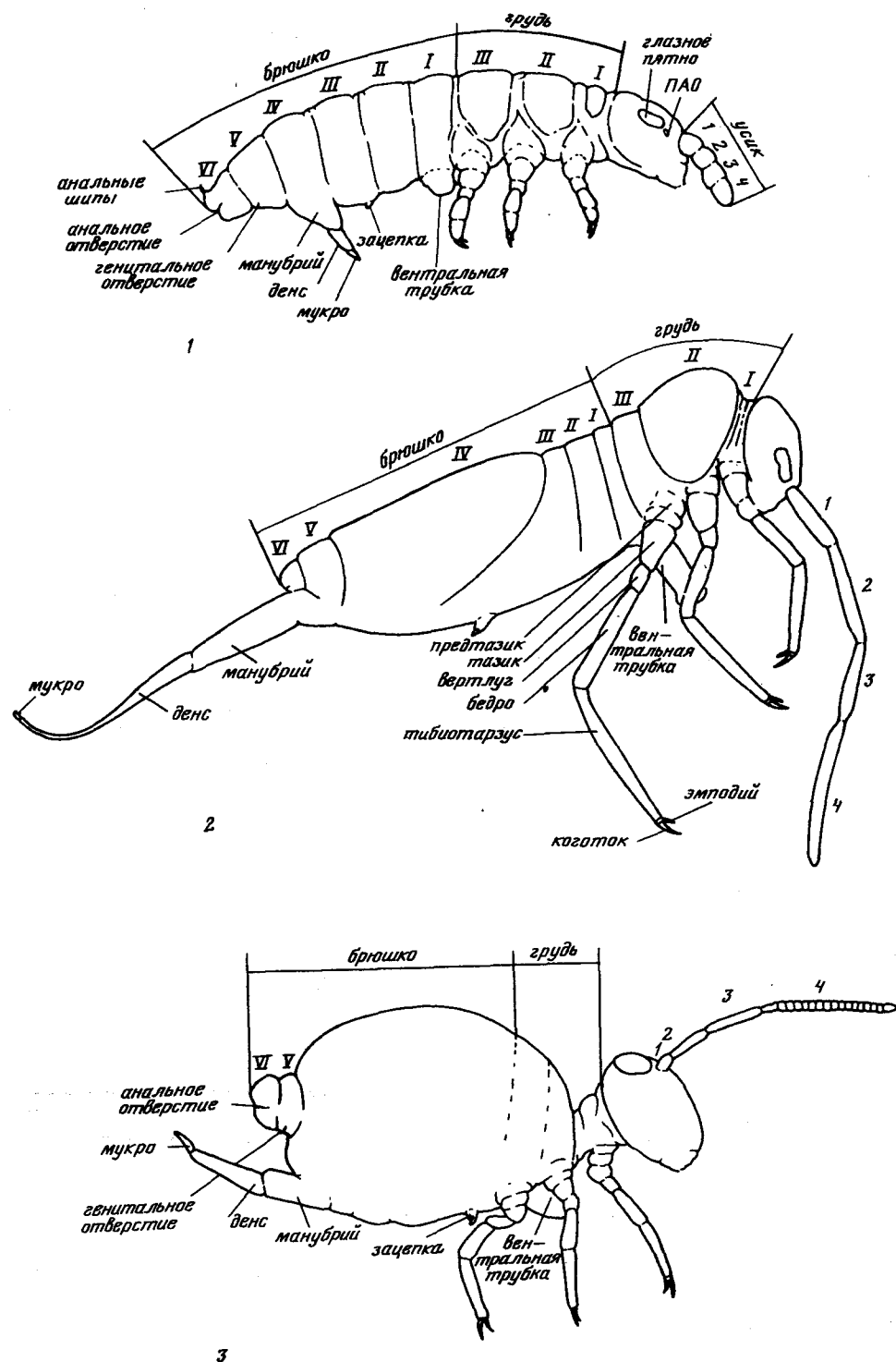


Рис. 1. Общий вид коллембол (ориг.)
1 — Poduromorpha (Hypogastrura); 2 — Entomobryomorpha (Entomobrya); 3 — Symphypleona (Smint-hurus)

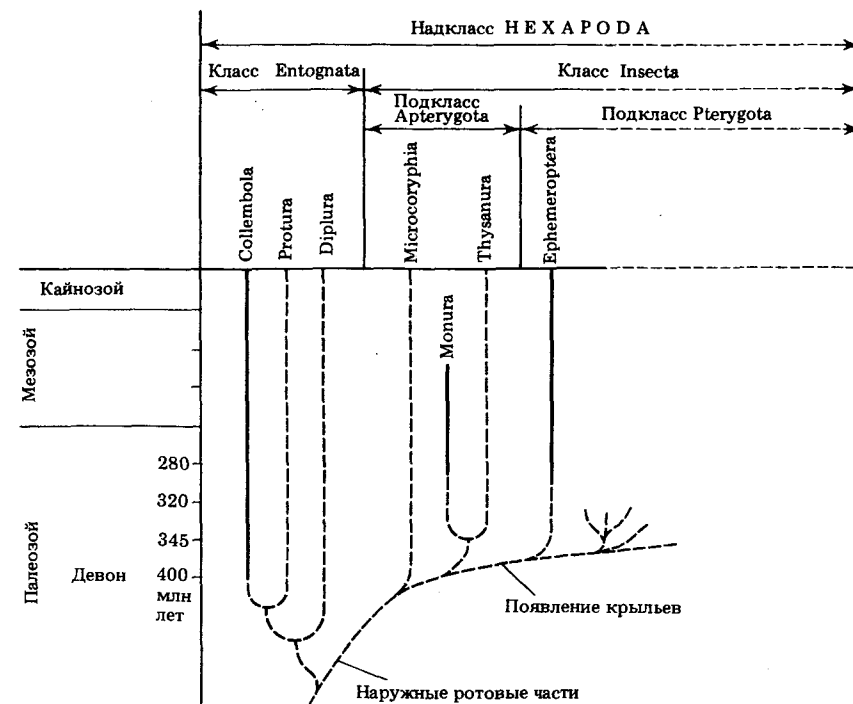


Рис. 2. Филогенетическое положение Collembola в надклассе Hexapoda (по Россу и др.)

оживленных дискуссий. Развернутый обзор истории этого вопроса дан М. С. Гиляровым (1984).

По мнению современных филогенетиков, еще достаточно широко распространенная точка зрения о включении коллембол в подкласс первичнобескрылых насекомых (Apterygota) (см., например: Бей-Биенко, 1980) имеет лишь историческое значение. Наиболее общепринятым сейчас можно считать объединение Collembola вместе с Diplura и Protura в единый таксон Entognatha (скрыточелюстные) — сестринскую ветвь, параллельную стволу Ectognatha = Insecta (Apterygota + Pterygota) (Kristensen, 1975; Tuxen, 1980; Росс и др., 1985; и др.). При этом Entognatha и Ectognatha вместе составляют надкласс Hexapoda (рис. 2).

Некоторые авторы (Шаров, 1959; Гиляров, 1969; Brinck, 1962), учитывая высокую специфичность всех групп энтогнат, считают возможным рассматривать их в качестве самостоятельных классов (или подклассов) в системе Atelocerata.

Интересная, хотя и далеко не общепринятая точка зрения на филогению Entognatha, высказана советскими палеонтологами (Расницын, 1976; Историческое развитие класса насекомых, 1980). Согласно этой точке зрения, дивергенция многоножек (вместе с энтогнатами) и насекомых произошла задолго до их выхода на сушу (еще в водной среде), что свидетельствует о неестественности объединения Entognatha и Insecta s. str. в единый таксон Hexapoda. Это мнение основано в основном на работах О. А. Мельникова (1974), показавшего существенные отличия онтогенеза многоножек и энтогнат от насекомых, а также на различиях в организации головного мозга (см.: Расницын, 1976).

До сих пор не существует единого мнения и о подразделении Collembola на таксоны разного ранга. В филогенетических построениях 50-годов (Pacit, 1956) подчеркивался монофилетизм группы. При этом в филогенетическом «древо» выделялось четыре основные ветви: первая объединяет современных Entomobryomorpha, вторая — Poduromorpha, третья — все группы с гипогнатической посадкой головы (современные Poduridae,

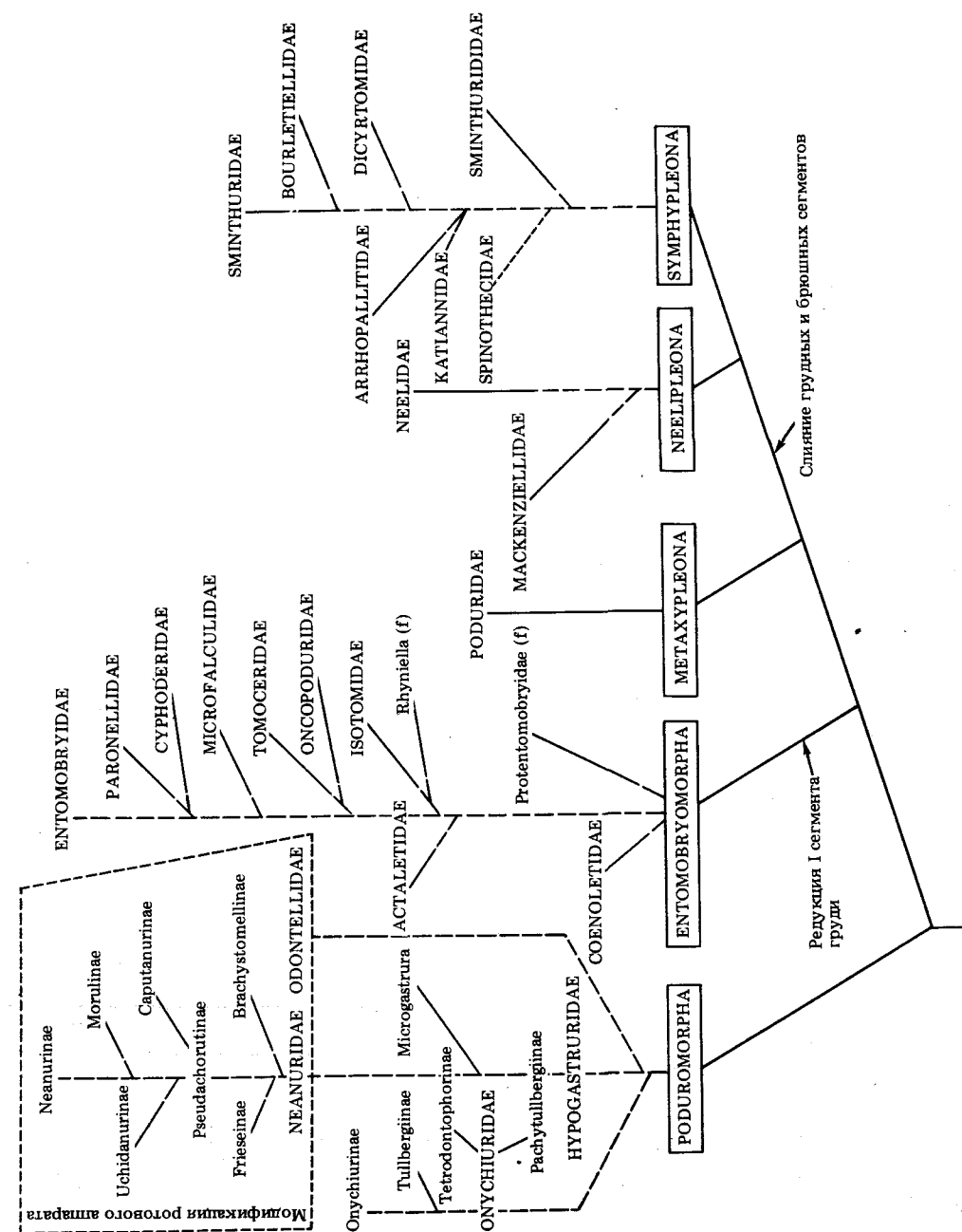


Рис. 3. Предполагаемая схема филогении коллембол (по Кассаньо, Деврану, Ричардсу и Шептицкому)

Actaletidae, Symphypleona и Neelipleona). Отдельную ветвь составляла ископаемая Rhyniella. Сходную схему приводил Йосии (Yosii, 1961), который, однако, обособлял Poduridae и включал Actaletes в энтомобриоморфную ветвь.

Другого мнения относительно родства отдельных таксонов придерживался Сальмон (Salmon, 1964), который выделял внутри отряда коллембол четыре подотряда: Symphypleona, Metaxypheona (объединяя Poduridae и Actaletidae), Arthropleona (объединяя современных Hypogastruridae, Onychiuridae и Entomobryomorpha), неанурообразные формы Сальмон обособлял от Arthropleona в отдельный подотряд Neoarthropleona. В основе выделения подотрядов лежали признаки: посадка головы (гипогнатическая или прогнатическая), тип ротового аппарата (жующий или колюще-сосущий) и др. Учиды (Uchida, 1971) рассматривал гипогнатность как вторичную специализацию и, помещая Poduridae между Arthropleona и Symphypleona, не объединял данное семейство с родом Actaletes. Неанурообразные формы при этом не обособлялись от остальных Arthropleona.

П. Кассаньо (Cassagnau, 1969a) использовал для установления филогенетического родства групп строение нервной и эндокринной систем наряду со степенью олигомеризации сегментов и другими признаками. С этих позиций развитие коллембол от предковой формы шло в трех направлениях: Poduromorpha (концентрация ретроцеребрального комплекса, гомономная метамеризация), Entomobryomorpha (гетерономная метамеризация, в основном примитивная эндокринная система) и Symphypleona (слияние постцеребральных сегментов, примитивная эндокринная система).

Недавно в связи с обсуждением статуса родов Mackenziella Hammer, 1953 и Podura Linnaeus, 1758 вопрос о крупных таксонах внутри отряда Collembola был вновь пересмотрен (Moen, Ellis, 1984). Разделяя мнение Пацельта (Paclt, 1956) о близости Mackenziellidae и Neelidae, Моен и Эллис объединили их в отдельный подотряд Neelipleona, монофилетичный с Symphypleona. Poduridae (с одним родом и одним видом Podura aquatica) также выделены в самостоятельный подотряд, для которого возрождено название Metaxypheona Salmon, 1964. По мнению Моена и Эллиса, этот вид характеризуется не только примитивными, но и рядом апоморфных черт строения, которые сближают его не с Hypogastruridae (как это считалось ранее), а с «высшими» слитнобрюхими коллемболами. Таксон Arthropleona представляет собой парафилетическую группу и поэтому не используется. Таким образом, в отряде выделено пять сестринских групп: «Poduromorpha»¹, Entomobryomorpha, Metaxypheona, Neelipleona, Symphypleona. В настоящем определителе система Моена и Эллиса принята как рабочая, отражающая современное состояние исследований по этому вопросу (рис. 3). Для удобства пользования определителем эти сестринские группы названы подотрядами.

МОРФОЛОГИЯ

(Сост. С. К. Стебаева)

Идентификация коллембол основана почти полностью на внешней морфологии и структуре ротовых частей. Однако работы последних лет показывают, что в таксономии и филогении отдельных групп могут использоваться также строение нервной, трахейной и других систем органов, кариотипы, анализ ферментов, стереотипы поведения и др. (Cassagnau, 1969b, 1971a; Bretfield, 1970; Betsch, 1980; Dallai et al., 1985).

Размеры, общий вид. Размеры варьируют, у большинства — около 1 мм. Наибольшая длина 5—9 мм (Morulina, Tetrodontophora, Tomocerus), наименьшая для взрослых форм — 0,2—0,7 мм (Neelidae, некоторые Poduromorpha).

Внешние признаки: пропорции тела и конечностей, развитие прыгательной вилки,

¹ Это название после исключения из данного таксона собственно Poduridae явно не логично. Однако пока не предложено новое название и не доказана предполагаемая парафилетичность этого таксона, мы вслед за Моеном и Эллисом (Moen, Ellis, 1984) продолжаем им пользоваться.

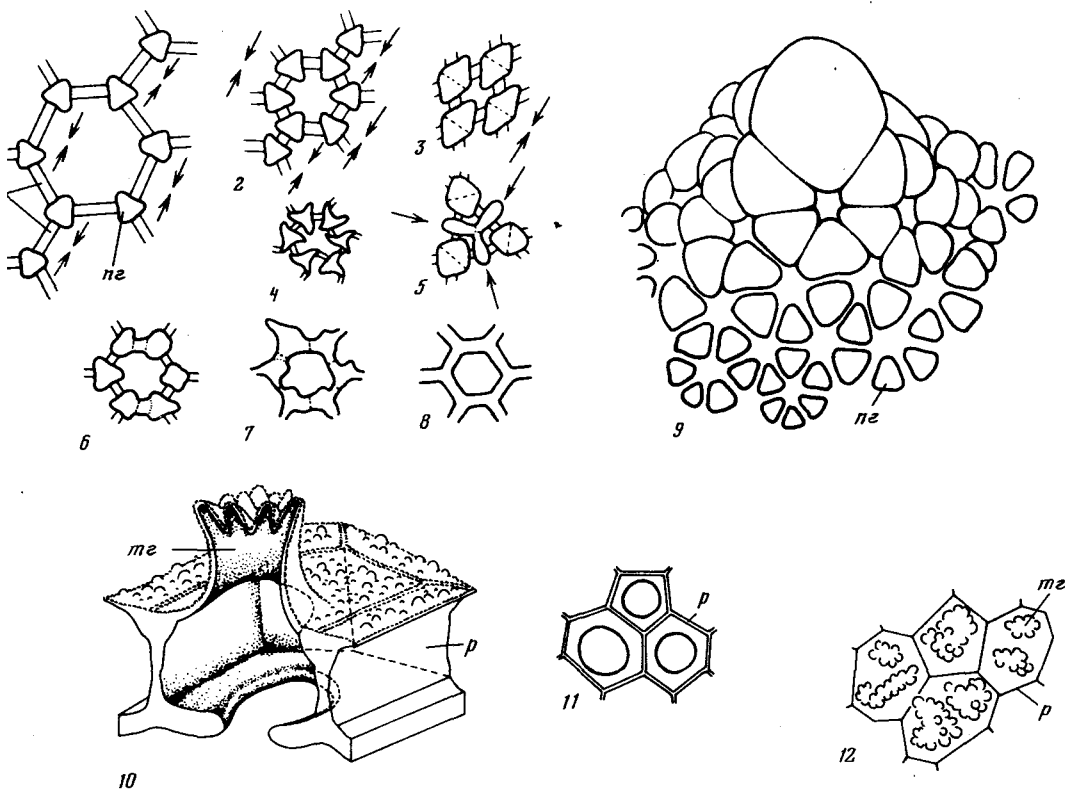


Рис. 4. Орнаментация кутикулы (по Лоуренсу и Массу, Массу, Кассаньо и Лауга-Пейрел)
1—8 — схемы слияния первичных гранул: 1—3 — Rodulomorphina, 4—8 — Symphypleona; 9 — схема образования вторичных гранул; 10—12 — третичная гранула и ретикуляция Neanurinae (схема): 10 — поперечный разрез, 11, 12 — вид сверху. к — комиссура; р — ретикуляция; пг — первичная гранула; пз — третичная гранула

глаз, пигмента и др. различны у видов, адаптированных к обитанию в разных ярусах биогеоценоза. Типы адаптаций рассматривают как жизненные формы коллембол (см. ниже).

По внешнему виду (габитусу) коллембол делят на две группы: членистобрюхие (с удлиненным телом и четкими границами между сегментами — рис. 1, 1, 2) и слитнобрюхие (с округлым или шаровидным телом из слитых сегментов — рис. 1, 3).

Окраска. У коллембол встречается как пигментная, так и структурная окраска. Первая обусловлена содержанием красящих веществ — пигментов, вторая — особенностями ультраструктуры кутикулы и расположения чешуек. Кутикула сама по себе бесцветна, но может быть желтоватой или янтарной, когда очень толстая, как на анальных шипах некоторых Hypogastruridae.

Пигмент обычно локализован в живых гиподермальных клетках под кутикулой, а также в специальных пигментных клетках глаза. Наиболее распространены разные оттенки сине-фиолетовых пигментов. Прижизненная окраска при фиксации несколько меняется: особи со временем светлеют. Красные и желтые пигменты многих Rodulomorphina, обычно расположенные в жировом теле, в спирте разрушаются, коллемболы становятся белыми. Окраска обычно развита у форм, обитающих на свету, ослабевает или исчезает у почвенных, пещерных, синэкоморфных форм. С возрастом окраска становится более интенсивной, особенно на дорсальной стороне тела.

Большинство Rodulomorphina пигментированы равномерно, кроме некоторых тропических форм с контрастной «предупреждающей» окраской из белых или цветных пятен и

полос (Bellinger, 1960). Среди Entomobryidae и Symphypleona очень распространены рисункатые (из поперечных или продольных полос) или пятнистые окраски на светлом или ином фоне. Ребристые чешуйки Entomobryomorpha придают телу металлический блеск.

Покровы, строение кутикулы. Тело коллембол обычно покрыто более или менее развитым покровом из хет и чешуек. Этот покров выполняет защитную функцию, предохраняя тело от механических повреждений и иссушения. Защита тела от испарения воды осуществляется также за счет утолщения кутикулы или усложнения орнаментации ее поверхностного слоя — эпикутикулы. Степень развитости различных защитных структур находится в прямой зависимости от условий обитания.

У большинства коллембол как у форм с кожным дыханием кутикула целиком или частично проницаема для газов и испарения, что зависит от степени развития эпикутикулы (Гиляров, Семенова, 1963). У многих почвенных форм сплошная эпикутикула не развита, а несмачиваемость покровов обеспечивается в основном наличием восковых колпачков на вершинах бугорков (Ghirardella, Radigan, 1974), у атмобрионных Symphypleona покровы отличаются многослойностью эпикутикулы. У *Sminthurus viridis*, например, эпикутикула дорсальной стороны тела состоит из четырех слоев, как и у высших насекомых — внутреннего, кутикулярного, воскового и наружного цементного (Гиляров, 1970). Развитие сплошной водонепроницаемой и несмачиваемой эпикутикулы характерно также для некоторых нейстонных форм (*Podura aquatica* и др.). Здесь эпикутикула защищает тело от диффузии воды извне осмотическим путем.

Поверхность кутикулы коллембол никогда не бывает строго гладкой, но при увеличении светового микроскопа ее грануляция видна лишь у Podulomorphina, некоторых Isotomidae и Symphypleona. Ее истинная структура может быть выявлена только с помощью сканирующего электронного микроскопа. Установлено, что кутикула, считавшаяся прежде гладкой, в действительности тоже гранулирована (Lawrence, Massoud, 1973). Только наружные части некоторых коготков, мукро и глазки немногих видов — гладкие (фото 7, 22).

Гладкая основа кутикулы обычно орнаментирована гранулами разной величины. Различают первичные, вторичные и третичные гранулы. Первичные гранулы, исходно треугольные по форме, соединены между собой связками (комиссурами) (Massoud, 1969) (рис. 4, 1—8). Они сохраняются на определенных частях тела почти всех коллембол: на усиках, вблизи основания хет, вторичных и третичных гранул (Lawrence, Massoud, 1973; Dallai, 1979). Форма первичных гранул может модифицироваться. Они могут быть с прямыми (*Cyphoderus*, *Entomobrya*), вогнутыми (некоторые *Heteromurus*, *Orchesella*) либо выпуклыми сторонами, превращаясь почти в круглые или эллиптические у некоторых почвенных форм (*Tullbergia*, *Aggrhopalites*). Модификацией треугольных гранул является четырехугольные, образованные от слияния двух треугольных (*Dimorphotoma*, *Metisotoma*, часть *Anurida*) (фото 10, 15). Группы первичных треугольных гранул часто объединяются в гексагоны, что характерно, например, для Entomobryidae. Для покровов представителей *Tetracanthella* и *Anurophorus* (фото 8, 9), нередко обитающих в сухих условиях, характерны плоские многогранные (полигональные) гранулы с большим числом комиссур (до 15—17). В световой микроскоп такие покровы выглядят как сетчатые или мозаичные.

Вторичные гранулы могут образовываться при распухании первичных (Hypogastruridae, Onychiuridae, Sminthuridae) либо при выталкивании вверх трех первичных гранул соседними, как у Neanurinae (рис. 4, 9, фото 12—15). Вторичные гранулы могут быть коническими или полусферическими, реже иной формы. Обычно они разделены участками покровов с первичной грануляцией. В отличие от первичных гранул они видны и в световой микроскоп. Вторичная грануляция встречается у всех Rodulomorphina, по крайней мере, на дорсальной поверхности тела, среди Entomobryomorpha — лишь у некоторых Isotomidae.

При гипертрофии и объединении вторичных гранул образуются друзообразные третичные (рис. 4, 10, фото 16), особенно характерные для Neanurinae. Третичная и реже

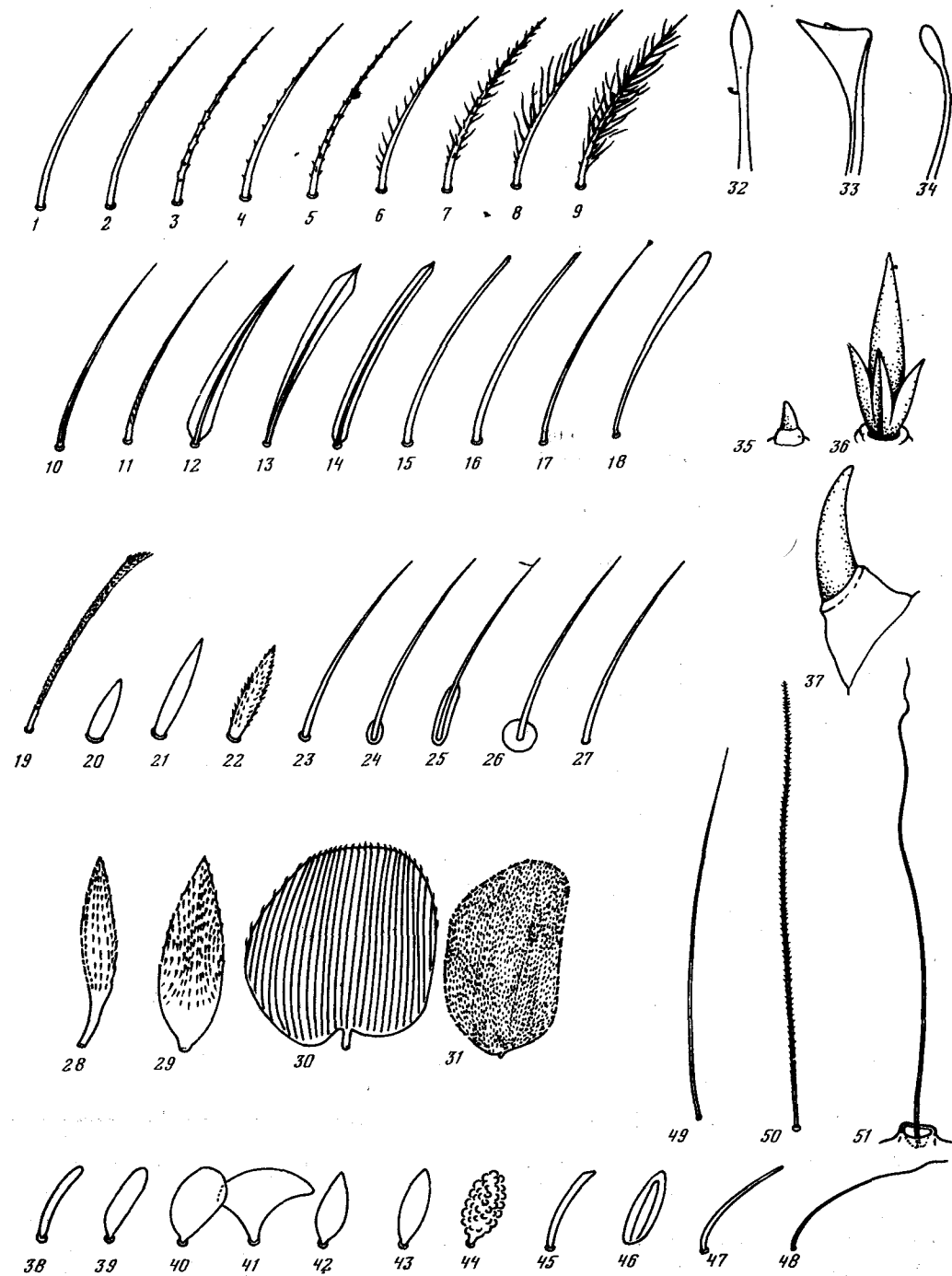


Рис. 5. Форма хет, чешуек, сенсилл, трихоботрий (по Массу и Эллису)

1—22—хеты: 1—простая, 2, 3—зубчатые, 4—7—реснитчатые, 8, 9—опушенные, 10—с продольной исчерченностью, 11—с косой исчерченностью, 12—14—лопастные, 15—притупленная (mousse), 16—усеченная, 17—головчатая, 18—булавовидная, 19—в форме посоха, 20—шип, 21—шиповидная хета, 22—шиповидная хета с ресничками; 23—27—щетинокошные поры; 28—31—чешуйки; 32—34—вершина головчатых хет; 32—треугольная, 33—воронковидная, 34—округлая; 35—37—разные формы шипов; 38—48—сенсиллы: 38—типичная, 39—вздутая, 40—округлая (шаровидная), 41—секировидная (грибовидная), 42—пламенивидная, 43—ланцетовидная, 44—гроздевидная, 45—усеченная, 46—ячейковидная, 47, 48—хетовидная; 49—51—трихоботрии: 49, 50—лазотрихии, 51—ботриотрихия

вторичная грануляция часто сопровождается ретикуляцией покровов — образованием сетчатой структуры на внутренней поверхности кутикулы в результате локального утолщения прокутикулы (рис. 4, 10—12). Ретикуляция покровов свойственна большинству Neanurinae.

В целом наиболее примитивную орнаментацию кутикулы обнаружили у Entomobryomorpha, что объясняют развитием мощного покрова из хет или чешуек, защищающих тело от иссушения (Lawrence, Massoud, 1973). У Symphypleona первичные треугольные и четырехугольные гранулы сохраняются лишь на определенных участках коготков, прыгательной вилки, вблизи трихоботрий, на брюшке в местах прикрепления мышц (Betsch, 1980). Вторичные гранулы (у Capraeinae) образуются, как и у Neanurinae, в результате деформации определенных участков покрова. Установлено, что у ряда атмобионтных Symphypleona образуются сложные кутикулярные орнаменты, напоминающие усеченные пирамиды. У пещерных и почвенных Neelidae кутикула орнаментирована звездообразными структурами (Massoud, 1971; Dallai, 1979). Наиболее четкие родовые отличия кутикулярной орнаментации характерны для семейства Sminthuridae (Dallai, 1977).

Отмечено сходство кутикулярных структур у форм, далеких по таксономии, но с одинаковой экологической нишей (например, у Arrhopalites из Symphypleona, Kalaphogura из Onychiuridae).

Ложные глазки (псевдоцелли) Onychiuridae — кольцевидные кутикулярные структуры, обычно окруженные валиком, с характерным внутренним строением (фото 13, 14); у Psyllaphogura, Kalaphogura и некоторых Tullbergiinae они часто без четких хитиновых границ. Ложные глазки располагаются в основном на дорсальной стороне головы (у основания усиков и по заднему краю), на сегментах груди и брюшка, на базальных участках ног (субкоксах), вентральной стороне головы (рис. 22). Диаметр ложного глазка обычно 5—6 мкм, глазок отделен от окружающего покрова с вторичными гранулами глубокой бороздкой с первичной грануляцией. На внутренней поверхности ложного глазка, его «веке» имеются ребрышки. Пространство под ним заполнено секреторными клетками. Последние проникают своими отростками в полость тела и контактируют с гемолимфой (Rusek, Weyda, 1981). Обычно указывают, что через ложные глазки выделяется полостная жидкость для отпугивания хищников (Paclt, 1956; Bellinger, 1960). Возможно, что выделяющееся вещество продуцируется секреторными клетками, лежащими под ложными глазками.

Псевдопоры энтомобриид — небольшие круглые участки покрова на тергитах, неизвестной функции. Используются как маркеры в связи с расположением специализированных хет (Christiansen, Bellinger, 1980—1981). Псевдопоры отмечены также у ряда Poduromorpha, например Neanurinae.

Участки с ультрамелкой грануляцией, так называемые «foveae» у Hypogastruridae и Onychiuridae, в световой микроскоп кажутся гладкими. Имеют характерное расположение (Стебаева, 19866; фото 17, 18), могут быть точками прикрепления мышц (Christiansen, Bellinger, 1980—1981).

Сенсорные поля Neelidae (рис. 76, 13) встречаются в определенных местах на голове, груди, брюшке, когда хорошо развиты, имеют по краям модифицированные хеты.

Хетом. К структурным образованиям кутикулы и гиподермы относятся хеты (щетинки, волоски, seta, chaeta), выполняющие функцию механорецепции и защиты покровов. В местах их прикрепления к кутикуле имеется щетинокошная пора (лунка).

Наиболее подробная обобщающая номенклатура хет коллембол разработана Массу и Эллисом (Massoud, Ellis, 1977). По характеру поверхности различают хеты: гладкие, зазубренные, реснитчатые, опушенные или оперенные односторонне или со всех сторон (рис. 5, 1—9; фото 19). Они могут иметь продольную или косую исчерченность, нести ламеллы, быть расширенными в основании, на вершине (шпательевидные) или одинаковой толщины вдоль всей длины хеты (рис. 5, 10—14). По форме различают притупленные, скошенные (срезанные), головчатые, булавовидные, в форме посоха (рис. 5, 15—19). Головчатые хеты могут иметь округлую, треугольную или воронковидную вершину

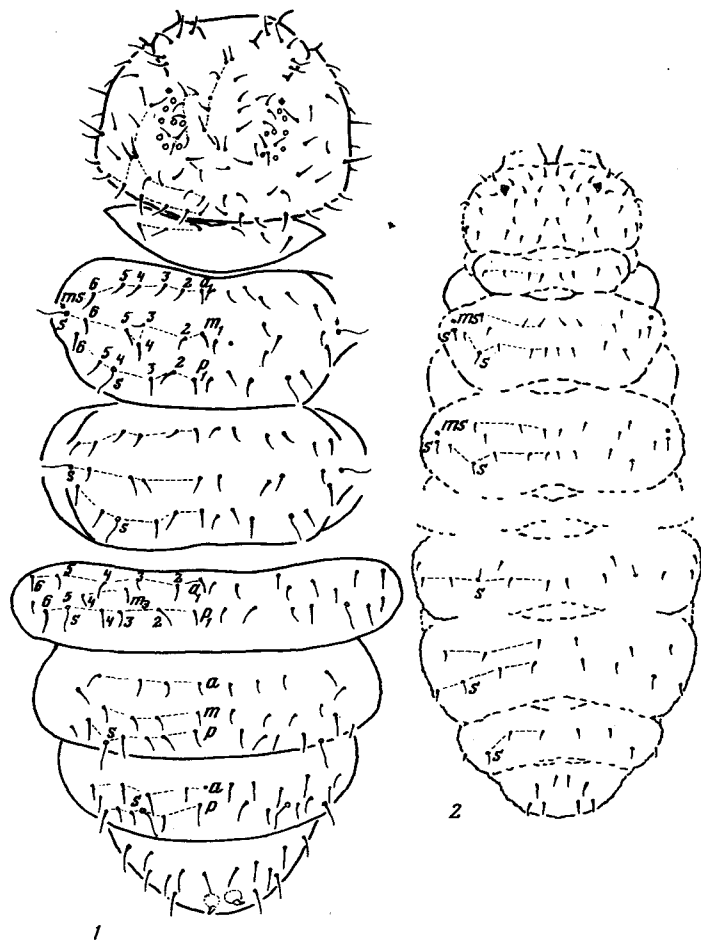


Рис. 6. Типы хетомы (по Русеку, Деарвану и ориг.)
1 — примитивный тип (*Hypogastrura* s. str.); 2 — паурохетоз (*Pseudostachia*); 3, 4 — неохетоз (3 — *Protophthora*, 4 — *Isotoma*). *пс* — псевдоцелль

(рис. 5, 32—34). Щетинконосная пора может быть округлой, эллиптической, удлинённой, расширенной, равной диаметру хеты (рис. 5, 23—27).

Шипы — сильно утолщенные модифицированные хеты, часто сидящие на папиллах. Если папилл нет, то критерием их отличия от обычных хет является отношение длины к диаметру. Хеты имеют диаметр, не превышающий 0,1 собственной длины, шиповидные хеты — диаметр от 0,1 до 0,25 длины, шипы — свыше 0,25. Иногда шипы разветвленные (рис. 5, 20—22, 35—37).

На теле и придатках многих коллембол подотряда *Entomobryomorpha* имеются чешуйки — сильно модифицированные хеты. Их форма разнообразна: узкие или широкие, заостренные или обратно яйцевидные, гладкие или исчерченные (рис. 5, 28—31; фото 21). Обычно они располагаются в несколько слоев, черепицеобразно, предохраняя покровы от иссушения.

Кроме обычных хет, имеются разнообразные сенсиллы, выполняющие функции специализированных рецепторов. Типичная сенсилла имеет удлиненную, палочковидную форму. Различают вздутые, округлые (шаровидные), секировидные (грибовидные), пламенивидные, ланцетовидные, гроздевидные, усеченные и ячейковидные сенсиллы (рис. 5, 38—48). Тонкие, иногда слегка извитые на конце хетовидные сенсиллы, распо-

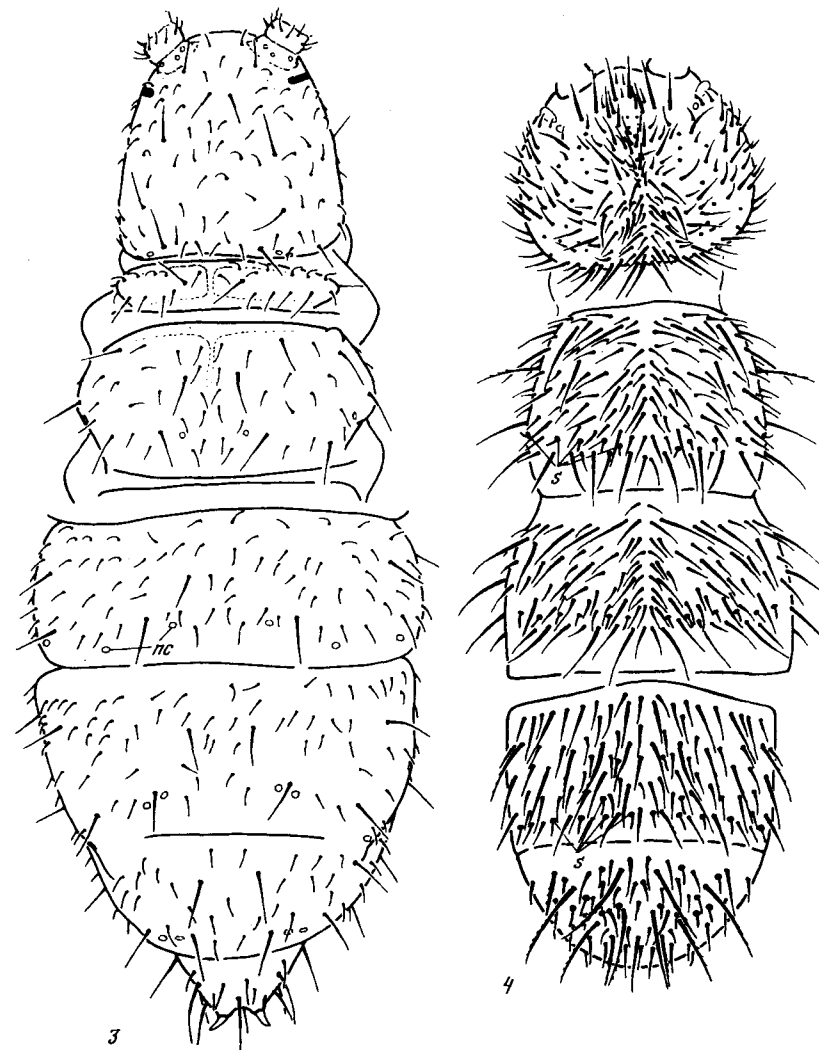


Рис. 6. (окончание)

ложенные в определенных местах на тергитах тела, называются *seta sensuais* (s. s.). Ворсинки (*setula*, по: Szeptycki, 1972) *Entomobryidae* также являются сенсиллами.

Хеты, покрывающие тело, обычно разной длины. Различают макро-, мезо- и микрохеты. Последние равны 0,3 длины макрохет, а мезохеты — до 0,8 длины самой длинной макрохеты. Если различие в длине хет небольшое (не превышает 1/5), говорят о гомохетности (Massoud, Ellis, 1977).

Среди специализированных хет следует указать трихоботрии — длинные, тонкие, гладкие или покрытые ресничками хеты (рис. 5, 49—51; фото 21). Трихоботрии *Symphyleona* в форме гладкого тонкого жгутика на куполовидном основании называют ботриотрихиями. Длинные, часто густо покрытые ресничками трихоботрии без куполовидного основания называют лазиотрихиями (*Entomobryomorpha*). Если основание лазиотрихии большое и расположено в глубине — это истинные лазиотрихии (*Tomoceridae*, *Entomobryidae*); ложные лазиотрихии некоторых *Isotomidae* имеют небольшое поверхностное основание (Massoud, Ellis, 1977).

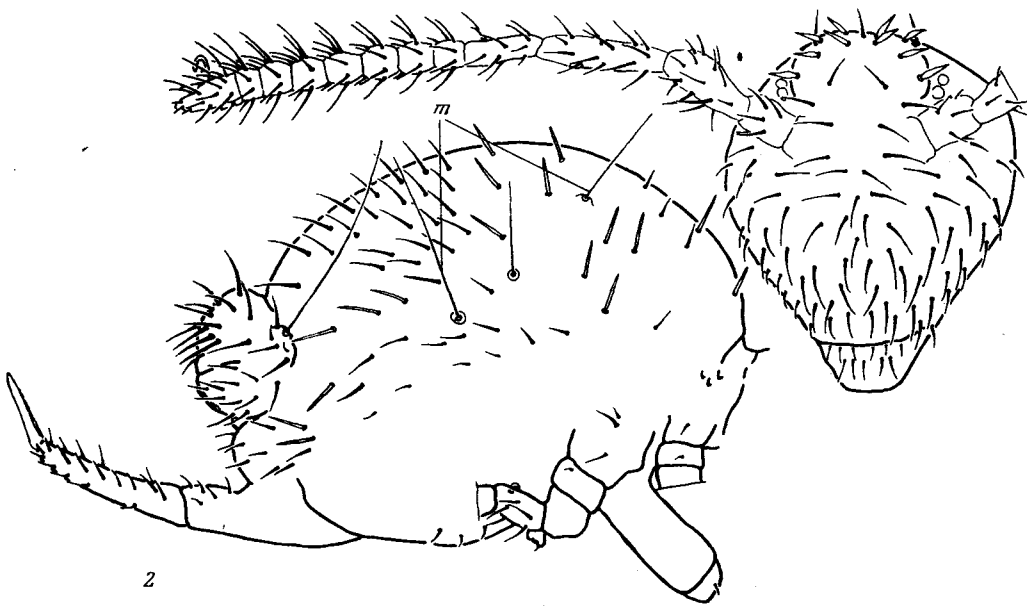
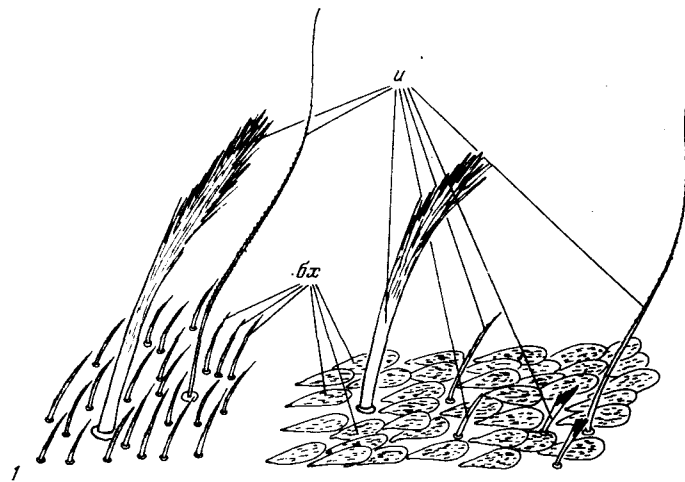


Рис. 7. Хетотаксия Entomobryoidea и Symphypleona (по Шептицкому, Бещу)
1 — дифференциация хетом у хетозных и чешуйчатых Entomobryoidea; 2 — хетотаксия Symphypleona (Paragrhopalites). а — идиохетом; бх — базисный хетом; т — трихоботрия

Кроме того, разработаны и частные номенклатуры хет, которые используют в морфологических исследованиях отдельных групп.

В современной таксономии коллембол широко используется хетотаксия, т. е. число, расположение, форма и отношение длин отдельных хет на поверхности тела и конечностях. Начало широкому изучению хетотаксии положил Р. Йосии (Yosii, 1956). В дальнейшем ряд авторов использовали описание хетом (набора хет) для диагностики видов и построения филогенетических схем высших таксонов. Созданы разные номенклатурные системы для отдельных групп (Christiansen, 1958 а; Yosii, 1960; H  ther, 1962; Gisin, 1963; Gama, 1964; Szeptycki, 1972; Lawrence, 1980; Fjellberg, 1985 б).

Традиционным является описание хетомов половозрелых стадий, т. е. окончательно сформированных в онтогенезе. Р. Йосии (Yosii, 1961) выделял у коллембол гомахетность (хеты близки по размеру и форме) (рис. 6, 1, 2), гетерохетность (хеты дифференцированы) (рис. 6, 3, 4). Гомахетность характерна для некоторых родов Poduromorpha, Isotomidae, Poduridae. По количеству дорсальных хет Р. Йосии, не предлагая четких количественных критериев, выделял поли- или плюрихетность (большое число хет), олигохетность, ахетность.

Количество хет в значительной мере определяется филогенетическим положением группы, поэтому в последнее время большое внимание уделяется основным направлениям развития хетом в филогенезе (Cassagnau, 1974; Szeptycki, 1979; Deharveng, 1981а, 1983).

Наиболее примитивный тип хетом наблюдается в некоторых родах подотряда Poduromorpha (Hypogastrura, Parapurga и др.). Хеты имеют приблизительно одинаковую длину (гомахетность), расположены в три поперечных ряда на каждом тергит: а (передний), т (средний), р (задний) (рис. 6, 1). В т-ряду число хет почти всегда уменьшено по сравнению с двумя другими рядами. У всех Poduromorpha и Isotomidae хетотаксия II и III сегментов груди сходна, что также относится к I, II и III сегментам брюшка. Подробное описание первичного хетом для отдельных таксонов дано в частных разделах.

Основными направлениями изменения хетом в филогенезе являются гетерохетоз, неохетоз и паурохетоз. Каждый из этих процессов можно рассматривать в пределах таксонов разных рангов, сравнивая хетомы как представителей отдельных родов, так и более крупных систематических групп.

Гетерохетоз в наиболее простом варианте представляет собой дифференциацию хет по размеру: Ceratophysella, большинство Onychiuridae, Isotominae (рис. 6, 3, 4). В более сложных случаях происходит изменение формы отдельных хет (Entomobryomorpha, кроме Isotomidae, отдельные виды Neanurinae). Сильная дифференциация хет у части Entomobryomorpha (фото 21) позволила А. Шептицкому (Szeptycki, 1979) разделить весь хетом тела на базисный и идиохетом (рис. 7, 1).

Неохетоз — образование новых хет в дополнение к примитивному хетому. Внутри Poduromorpha этот процесс выражен слабо, имеются лишь некоторые плюрихетные формы среди Hypogastrura (Mitchellania), Morulinae, Uchidanurinae, Onychiurus, Anurida и др. (рис. 6, 3). В наибольшей степени неохетоз свойствен Entomobryomorpha (рис. 6, 4). Паурохетоз — уменьшение числа хет по сравнению с примитивным вариантом. Это явление шире распространено у Poduromorpha (Pseudostachia, Lanzhotia, Caputanurina, Microgastrura, часть Willemia), значительно реже внутри отдельных таксонов Entomobryomorpha (у Lepidocyrtus, Tetracanthella, Uzelia) (рис. 6, 2; 57, 4).

Все подобные тенденции филогении хетом отмечаются также среди Neelipleona и Symphypleona. Но степень их выраженности обычно отличается на разных участках тела (рис. 7, 2).

Развитие хетом в постэмбриогенезе. Установление гомологий в хетоме разных таксонов по взрослым стадиям часто невозможно. Хетотаксия первой ювенильной стадии у разных видов сходна с таковой у наиболее примитивного семейства Hypogastruridae, что позволяет определить гомологичные хеты (Lobbess, 1977) (рис. 8, 5—7). Хетом первой стадии называется первичным хетомом, в процессе постэмбрионального развития наблюдается постэмбриональной неохетоз, т. е. возникновение дополнительных (вторичных) хет. Таким образом, окончательное покрытие состоит из первичных и вторичных хет. Количество дополнительных хет может быть большим (постэмбриональный полихетоз), например у Entomobryidae, или небольшим (постэмбриональный олигохетоз), например у большинства Poduromorpha. В ходе онтогенеза может происходить дифференциация хет по размеру и форме (специализированный постэмбриональный неохетоз), при отсутствии дифференциации по форме — простой постэмбриональный неохетоз (Deharveng, 1983).

Сенсорная хетотаксия тела. Вероятно, исходной является сенсорная хетотаксия

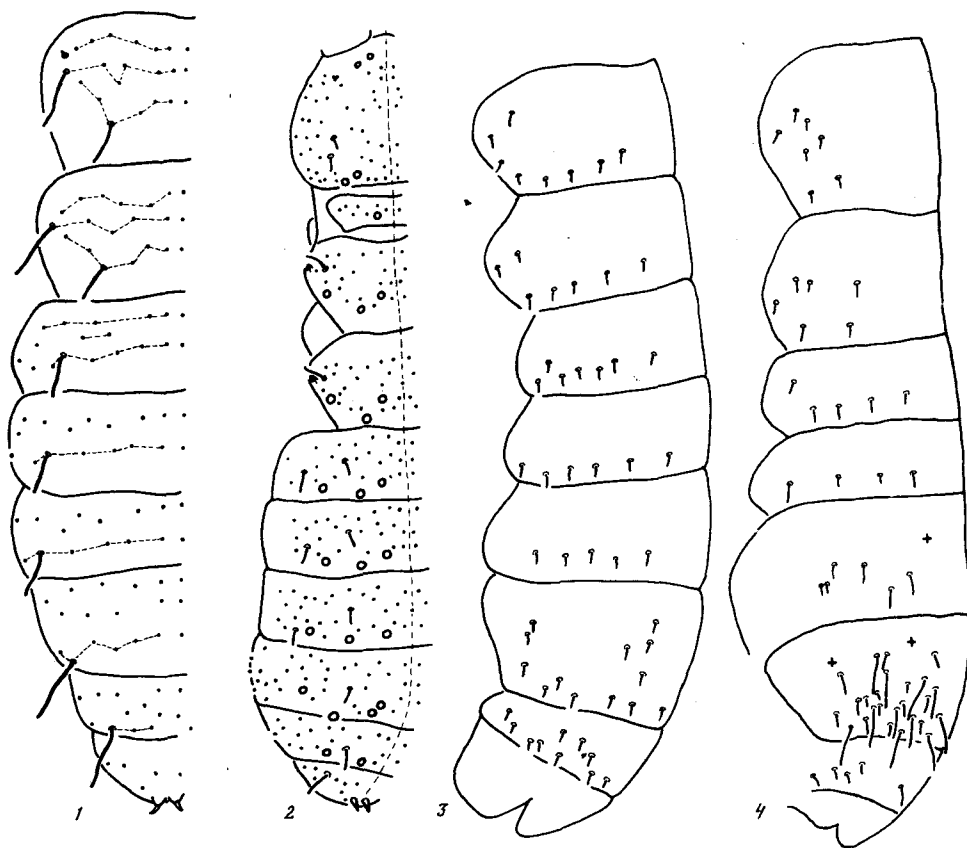


Рис. 8. Сенсорная хетотаксия и хетотаксия головы (на первой стадии развития) (по Дюрану)
1—Hypogastrura tullbergi; 2—Oligaphorura absoloni; 3—Pachytoma crassicauda; 4—Tomocerus minor; 5—Hypogastrura; 6—Tetracanthella; 7—Lepidocyrtus

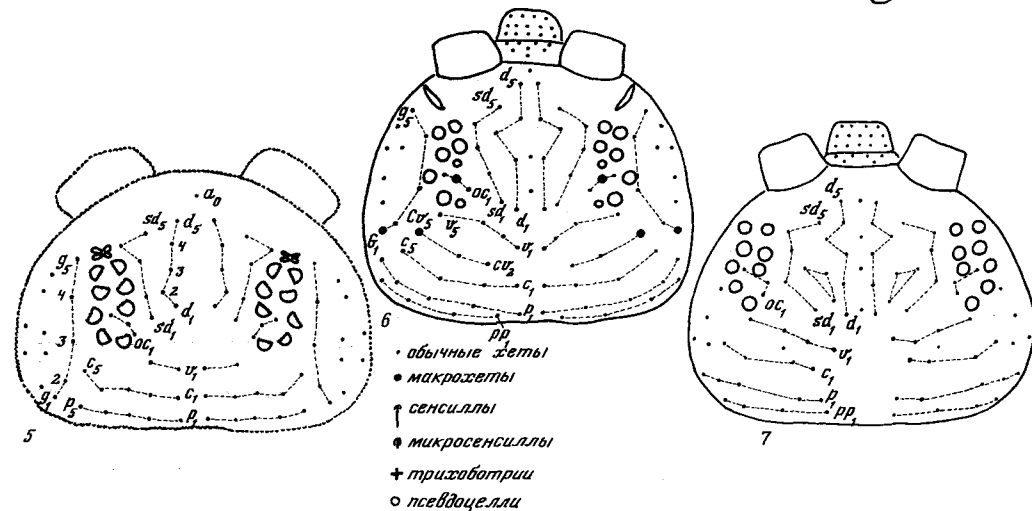


Рис. 9. Вид головы сверху (по Юсии)
1—Poduromorpha; 2—Symphypleona

Нипогастриды и Нейануриды, у которых число и расположение сенсилл на тергитах, как правило, постоянно: 2, 2, 1, 1, 1, 1, 1 (для половины тела на II—III сегментах груди, I—VI сегментах брюшка соответственно) (рис. 8, 1). В других семействах членистоногих количество сенсилл может быть значительно больше, а их положение и число варьируют у разных родов и видов (рис. 8, 2—4). У многих Poduromorpha на тергитах груди латерально имеются микросенсиллы (не более одной пары на сегменте). Сенсорная хетотаксия в меньшей степени зависит от стадии онтогенеза, чем хетотаксия обычных хет (Deharveng, 1979).

В связи со своеобразием хетомы в разных таксонах подходы к характеристике его различны (см. соответствующие систематические разделы).

Голова. Более или менее овальная или пятиугольная. У большинства Entomobryomorpha и Poduromorpha она прогнатическая, с ротовым отверстием на переднем конце, ее длинная ось параллельна оси тела. У остальных трех подотрядов коллембол голова в основном гипогнатическая, т. е. ротовое отверстие обращено вниз, а длинная ось головы перпендикулярна оси тела. Усики прикрепляются у Symphypleona к верхней части головы («макушке»), у остальных — к передней или средней части.

На голове дорсально различают: наличник (clypeus), лоб (frons), верхнюю губу (labrum), области усиков (area antennalis), глаз (area ocularis), щек (area genalis) и темени (area occipitalis) (рис. 9).

В профиль область рта прямоугольна, но у некоторых Poduromorpha с редуцированным ротовым аппаратом имеет вид конуса.

Ротовой аппарат энтогнатного типа: мандибулы и максиллы расположены в ротовой (буккальной) полости, наружу выступают лишь их апикальные части. Сверху они прикрыты верхней губой (labrum). На ее поверхности имеются ряды хет, прямых, изогнутых или раздвоенных, с внутренней стороны губы — папиллы, а по краю — фестончатые утолщения, шипы, бахромки (рис. 10, 3—6). Расположение хет на верхней губе обозначают формулой, в которой указано количество прелабральных хет (до косой черты) и собственно лабральных хет в поперечных рядах, начиная от основания верхней губы (рис. 10, 3). Структура дистального края также используется в таксономии многих групп (Massoud, Vannier, 1967; Yosii, 1976; Fjellberg, 1985 a). Строение первичных и вторичных верхнегубных папилл используется в таксономии Entomobrya (Stach, 1963). Они лучше видны с вентральной стороны (рис. 10, 6). Сбоку от верхней губы располагается ее плеиральная складка (или поле) и примыкающая к ней наружная (внешняя) лопасть максиллы (рис. 10, 1, 7, 8).

Нижняя губа (labium) ограничивает буккальную полость снизу. Она состоит из двух симметричных частей, разделенных срединной бороздкой (вентральной линией) и об-

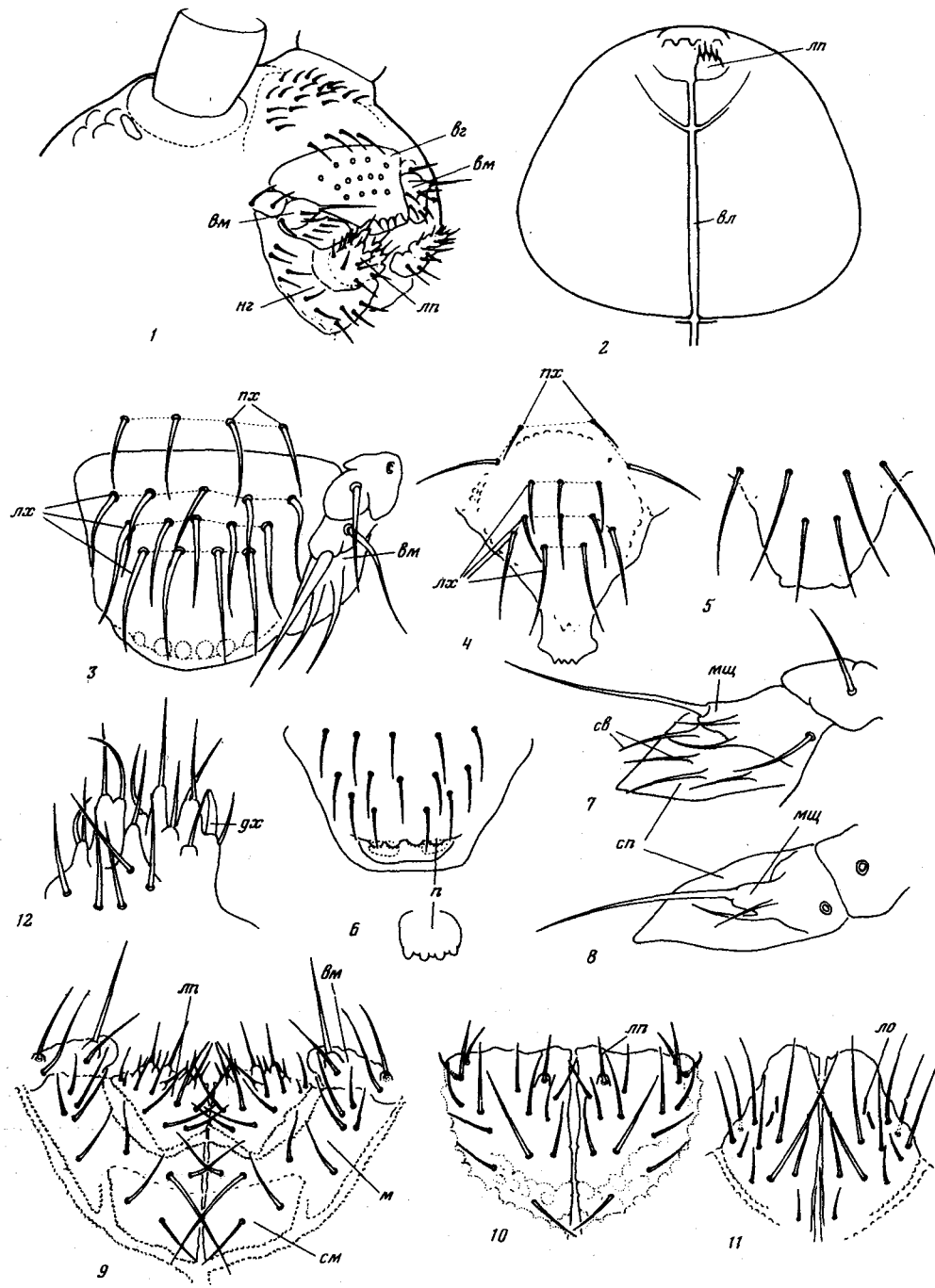


Рис. 10. Строение буккальной области (по Фьелльбергу, Деарвану, Йосии, Христиансену и Беллинджеру)

1 — общий вид; 2 — вид снизу; 3—6 — верхняя губа: 3 — *Hypogastrura*, 4 — *Pseudachorodina*, 5 — *Coecoloba*, 6 — *Entomobrya*; 7, 8 — внешняя лопасть максиллы: 7 — *Isotoma*, 8 — *Agrenia*; 9—12 — нижняя губа: 9 — *Triacanthella*, 10 — *Brachystomella parvula*, 11 — *Coecoloba*, 12 — лабиальная пальпа *Entomobryoides*. ag — верхняя губа; bm — внешняя лопасть максиллы; ng — нижняя губа; lp — лабиальная пальпа; vl — вентральная линия; lx — прелабральные хеты; lx — лабральные хеты; sl — сублобальная пластинка; sv — сублобальные волоски; мц — максиллярный щупик; п — верхнегубные папиллы; м — ментум; см — субментум; до — лабиальный орган; dx — наружная дифференциальная хета

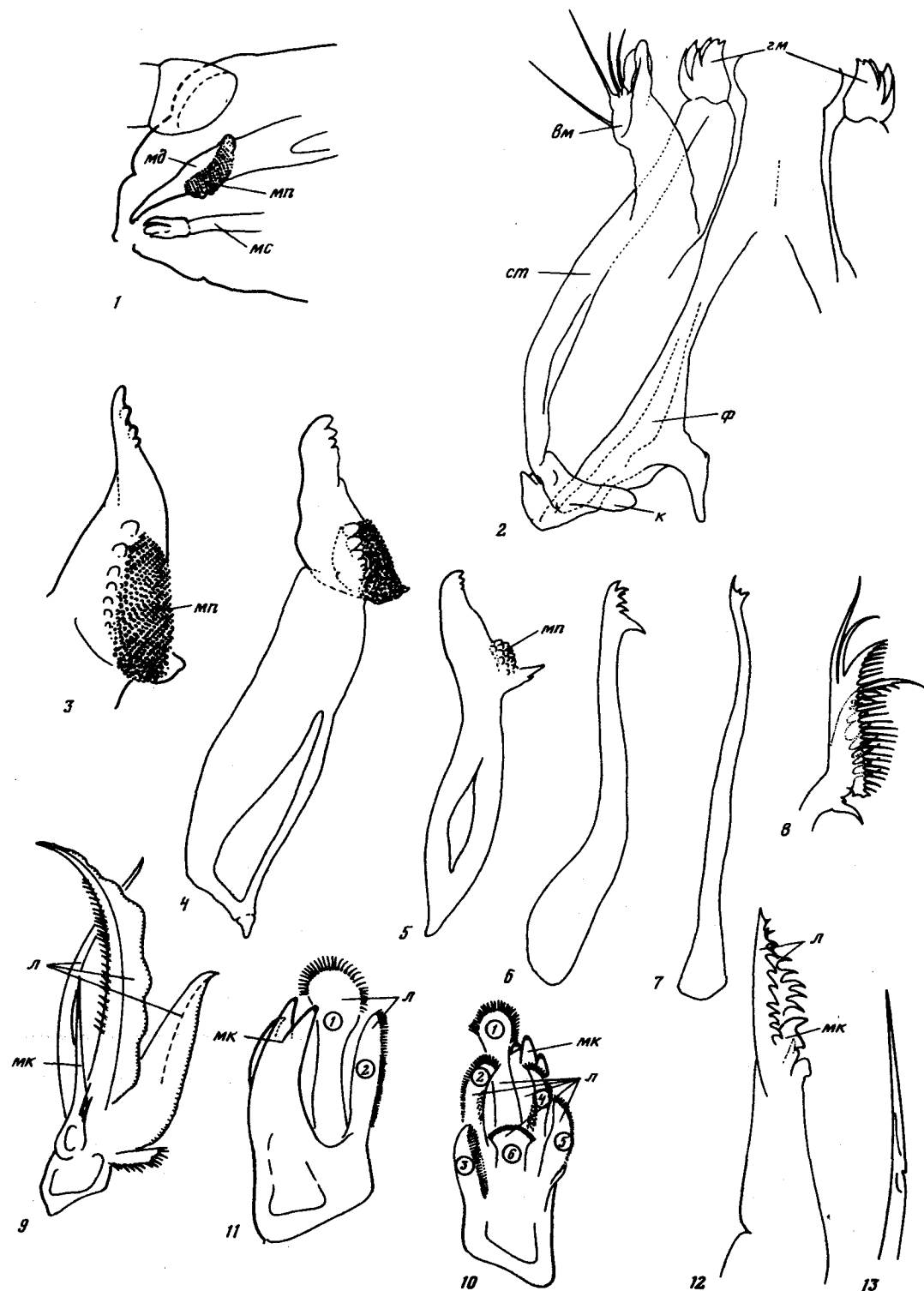
разующих так называемый нижнегубной треугольник (рис. 10, 2). Каждая часть состоит из ментума, субментума (граница между которыми часто незаметна) и лабиального щупика, или лабиальной пальпы, которая исходно несет многочисленные папиллы с хетами (рис. 10, 9, 12). У форм с сосущим ротовым аппаратом папиллы редуцируются до одной или полностью исчезают (рис. 10, 10, 11). Хеты лабиальных пальп выполняют, вероятно, тактильную функцию (Мартынова, 1986). Хеты в основании нижней губы и вдоль латеральных краев нижнегубного треугольника различаются по длине и структуре поверхности (гладкие, реснитчатые, опушенные), важны в таксономии многих групп, особенно *Entomobryidae*. Срединная бороздка за пределами нижнегубного треугольника переходит в вентральный желобок, который тянется до вентральной трубки.

У коллембол отмечено три типа строения ротового аппарата: грызущий (видимо исходный), режуще-сосущий и колюще-сосущий (Walter, 1963). Для большинства характерен грызущий ротовой аппарат, модифицировавшийся в два других типа в связи с переходом к хищничеству либо питанию сильно размягченной или жидкой пищей.

Парные мандибулы втянуты в головную капсулу или видна только их апикальная часть. У коллембол с грызущим ротовым аппаратом мандибулы имеют жевательную (молярную) пластинку с многочисленными рядами конических зубов, участвующих в перетирании пищи, а также несколько апикальных зубов, служащих, по-видимому, для подгрызания частиц (рис. 11, 1, 3, 4). Структура мандибулы у форм с жующим ротовым аппаратом, относящихся даже к разным подотрядам, относительно постоянна. Лишь изредка наблюдается некоторая редукция (рис. 11, 5) или гипертрофия отдельных частей (рис. 43, 1). У форм с сосущим ротовым аппаратом (*Neanuridae*, *Odontellidae*) молярная пластинка на мандибулах утрачена, а апикальная часть модифицирована (вплоть до появления зубчатых ламелл) или редуцирована (рис. 11, 6—8). У *Brachystomellinae* мандибулы отсутствуют.

Парные максиллы устроены значительно сложнее (рис. 11, 2). В общем виде в максилле различают четыре части. В ее основании лежит кардо, прикрепленный к головной капсуле через фулькрум. Кардо служит шарниром, на котором движется остальная часть максиллы. Стипес — центральная удлиненная часть максиллы является основой для прочих элементов. Дистально к стипесу прилегают наружная лопасть (галеа) и внутренняя лопасть (лапиния), или головка максиллы. Наружная лопасть максиллы состоит из максиллярного щупика и сублобальной пластинки с несколькими волосками (рис. 10, 7, 8), реже они отсутствуют. У форм с жующим ротовым аппаратом головка максиллы устроена сложно. Имеется мандибулоподобная часть — максиллярный коготок с зубцами (обычно их 3) по внутреннему краю и несколько (до 6) тонкозубчатых или бахромчатых пластинок — ламелл (рис. 11, 9—11). Предполагают, что верхние максиллярные зубцы отделяют и направляют в ротовую полость пищевые частицы, а максиллярные ламеллы их собирают и отчасти измельчают (Мартынова, 1986). Описанный тип максиллы характерен для *Symphyleona*, *Entomobryomorpha* и части *Poduromorpha*. У других *Poduromorpha*, питающихся размягченными тканями или жидким содержимым, максиллы упрощаются вплоть до стилетообразных, лишенных зубцов (рис. 11, 12, 13). Они используются для прокалывания стенок тканей или оболочек гиф.

Усики или антенны большинства коллембол состоят из четырех первичных члеников, каждый с собственной мускулатурой. Нумерация члеников усика ведется от его основания. У *Tomoceridae* и некоторых других *Entomobryomorpha*, а также многих *Symphyleona* один или два последних членика поделены на несколько или много вторичных (без собственной мускулатуры). Кольцевидные вторичные членики (*anpuli*) томцерид хорошо заметны по рядам круговых хет (рис. 12, 11). У взрослых *Orchesellinae* первый и второй членики обычно подразделены на два (усик 6-члениковый). Напротив, у некоторых *Poduromorpha* и *Neelidae* 3-й и 4-й членики усиков более или менее слиты. Дистальные части усиков у крупных *Entomobryomorpha* часто обламываются, регенерация может быть неполной. У большинства коллембол 4-й членик длиннее 3-го, но у *Tomoceridae* и *Dicyrtomidae* — короче.



На усиках расположены различные рецепторы. На вершине 4-го членика усиков находится либо хетоидная сенсилла на коническом основании, либо округлая тонкостенная папилла (везикула или ретрактильная колба), обычно втяжная; в ряде случаев есть оба рецептора. Апикальная везикула может быть цельной или поделенной на две-три и более долей (рис. 12, 1, 2). На дорсальной или латеральной стороне 4-го членика усика имеются и другие сенсиллы разнообразной формы (рис. 12, 1—7). Они особенно характерны для Poduromorpha, но есть и у других групп. На вентральной стороне 4-го членика усика у некоторых Poduromorpha имеется поле из коротких сенсорных «шпильковидных» хет (рис. 12, 6). Поля таких хет называют еще «сенсорными щетками», у разных форм они включают от нескольких до 40-60 сенсорных хет. Их функция не ясна.

На наружной (дорсальной) стороне 3-го членика усика дистально расположен сенсорный орган, называемый антеннальным (АО). В простейшем случае он состоит из двух внутренних, двух «защитных» сенсилл и часто дополнительной микросенсиллы (рис. 12, 3). Форма сенсилл может варьировать, у большинства Entomobryomorpha защитные сенсиллы почти не отличаются от обычных хет (рис. 12, 9). Внутренние сенсиллы расположены открыто, либо более или менее скрыты в углублении покровов (рис. 67, 4). У Onychiuridae антеннальный орган имеет более сложное строение и защищен складкой покрова, образующей высокие папиллы (рис. 12, 8; фото 1, 2). Некоторые сенсорные элементы отмечены и на вентральной стороне 3-го членика усика (Tullbergiinae), а у ряда форм — и на базальных члениках.

У Sminthuridae 2-й и 3-й членики усиков самцов коленчато изогнуты и приспособлены для удержания усика самки в период размножения. Специализированные хеты на них образуют так называемый хватательный орган (рис. 12, 10).

Постантеннальный орган (ПАО) расположен между основанием усика и глазным пятном. Имеется у большинства Poduromorpha и части Entomobryomorpha. Гомологом его у некоторых сминтурид, возможно, является модифицированная коническая щетинка (рис. 13, 8). В остальных группах ПАО вторично отсутствует или иногда имеется лишь у ювенильных особей (Tomoceridae). В простейшем виде ПАО представляет собой округлый или овальный пузырек (наиболее характерен для Isotomidae), который может быть удлинненным, часто поделенным поперечной или продольной складкой (рис. 13, 6, 7, фото 14). У большинства Poduromorpha и некоторых Tomoscoidea состоит из нескольких или многих отдельных лопастей (долей, пузырьков), которые располагаются овалом, по кругу или розеткой (рис. 13, 1—3; фото 5). У большинства Onychiuridae лопасти ПАО расположены в два, иногда 4—5, параллельных ряда в общем желобке. Лопасты могут быть простыми или со вторичными дольками, иногда — гроздевидными (рис. 13, 5; фото 3, 6). В ряде случаев ПАО частично скрыт в складке покровов.

ПАО начали исследовать с конца XIX в., в частности, тонкое морфологическое изучение органа было проведено Э. Г. Беккером (Becker, 1910, 1932). Однако до сих пор нет единого мнения о функции ПАО. Возможны хемо- и гигрорецепция (Karuizze, 1971). Электронно-микроскопическое исследование показало, что кутикула ПАО у Poduridae слегка волнистая, у Onychiuridae и Isotomidae густо перфорирована. На примере Anurida maritima показано сходство строения ПАО коллембол с органом Томосвари многоножек и предполагается ольфакторная функция (Dallai, 1971). Иннервация ПАО усиливается у почвенных форм вплоть до того, что у Onychiurus чувствительные клетки ПАО полностью включены в протоцеребрум (Becker, 1910; Altner, Thies, 1976).

Глаз у коллембол состоит максимум из восьми омматидиев или простых глазков, расположенных на темном овальном или четырехугольном пятне. Расположение глазков

Рис. 11. Ротовые части (по Гизину, Массу, Деарвану, Фьелльбергу, Кассаньо)

1 — вид сбоку; 2 — строение максиллы (Orchesella); 3—8 — мандибиллы: 3 — Orchesella, 4 — Tetracanthella, 5 — Willemia, 6 — Yuukianura, 7 — Neanura, 8 — Crossodonthina; 9—13 — голова максиллы: 9 — Triacanthella, 10, 11 — Hypogastrura (10 — вид сбоку; 11 — вид сверху), 12 — Lathriopyga primiginea, 13 — Deutonympha. мд — мандибула; мл — молярная пластинка; мс — максилла; вл — внешняя лопасть максиллы; гл — головка максиллы; ст — стипес; к — кардо; ф — фулькрум, мк — максиллярный коготок; л — ламеллы

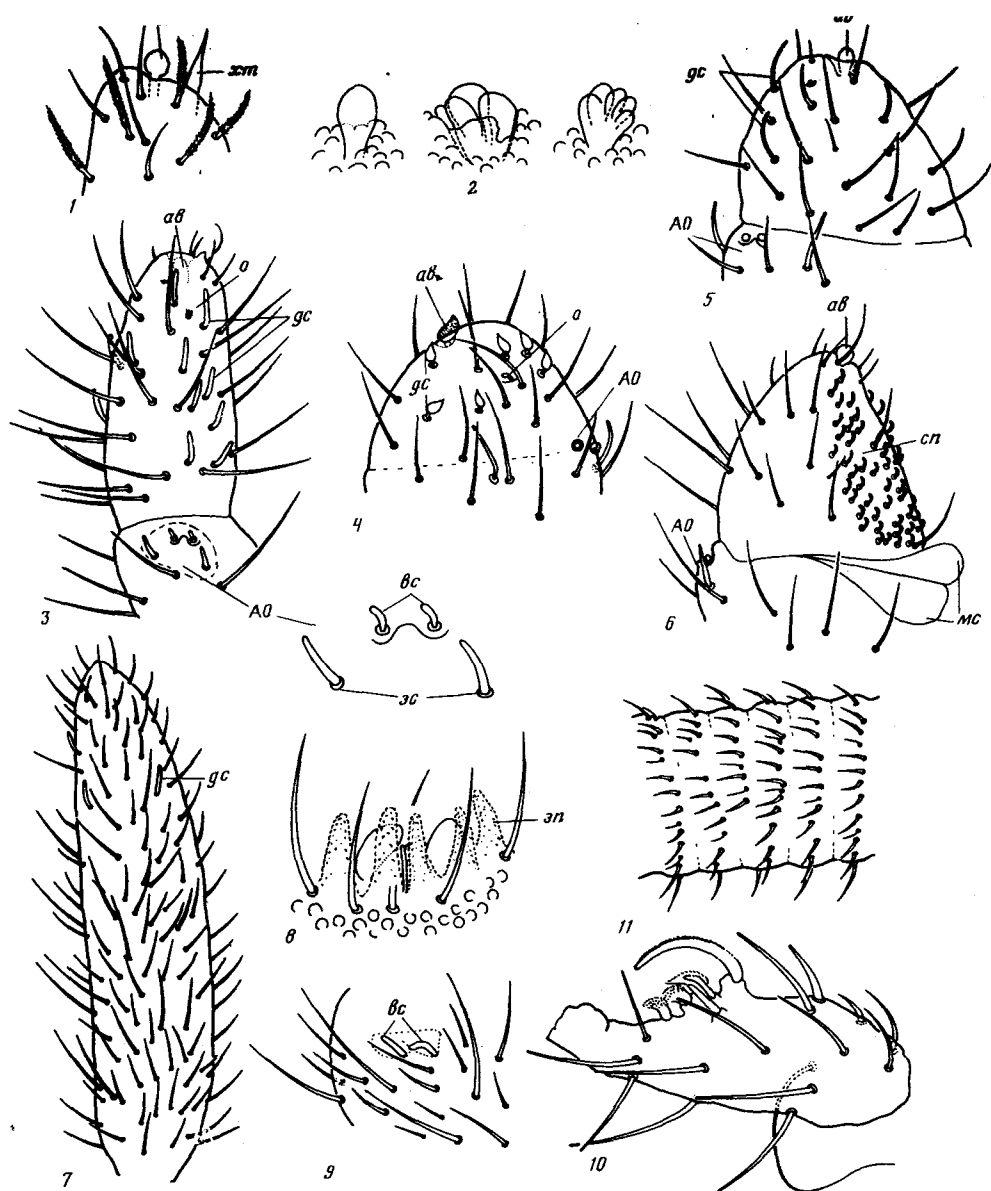


Рис. 12. Сенсорные структуры усика (по Стаху, Массу, Русеку, Фьелльбергу, Бешу и Массу, Дунгеру)

1 — апик. часть 4-го чл. ус. *Entomobrya*; 2 — апик. везикула; 3—7 — конец усика: 3 — *Hypogastrura socialis*, 4 — *Willemia denisi*, 5 — *Brachystomella parvula*, 6 — *Ceratophysella luteospina*, 7 — *Isotoma agrelli*; 8 — *Protaphorura* (AO); 9 — *Isotoma* (AO); 10 — хватательный усик (*Jeannelotia stachi*); 11 — вторичные членики усиков (*Tomocerus*). *хт* — хетоидная сенсилла; *ав* — апик. везикула; *дс* — дорс. сенсиллы; *сп* — сенсорное поле; *вс* — внутр. сенсиллы АО; *зс* — защитные сенсиллы АО; *зп* — защитные папиллы; *мс* — мешковидная складка; *о* — антеннальный органит

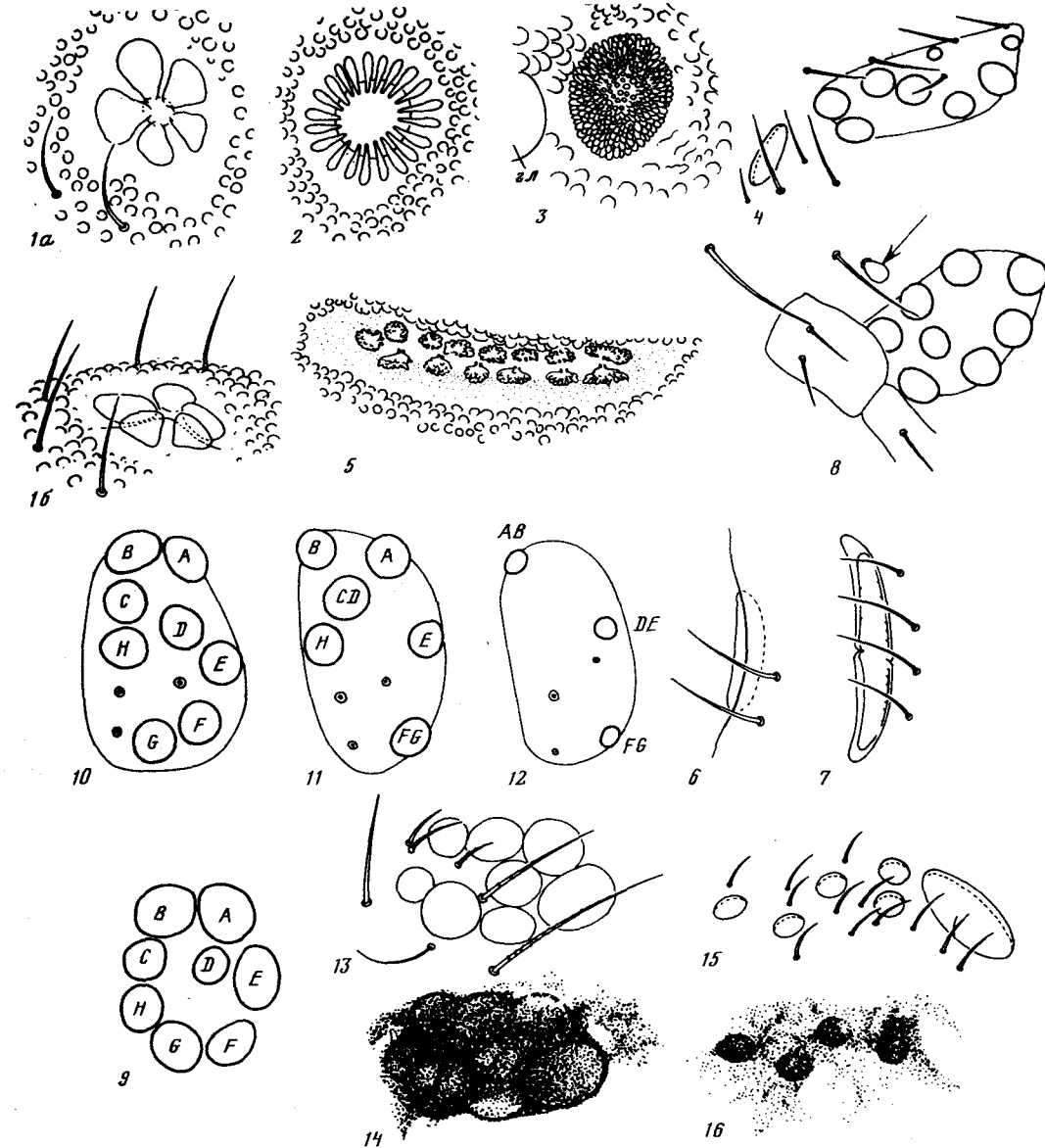


Рис. 13. ПАО и глаза (по Стаху, Фьелльбергу, Массу, Тибо и Массу, Хюттеру и ориг.)

1—7 — ПАО: 1 — *Willemia* (а — вид сверху, б — сбоку), 2 — *Anuridella*, 3 — *Morulina*, 4 — *Isotoma*, 5 — *Onychiurus*, 6 — *Anurophorus*, 7 — *Folsomia*; 8 — постантенная щетинка *Sminthurus*; 9, 10 — расположение глазков: 9 — *Symphyleona*, 10 — *Poduromorpha* и *Entomobryomorpha*; 11, 12 — редукция глаз; 13—16 — расположение пигмента на глазном пятне: 13, 14 — *Lepidocyrtus*, 15, 16 — *Cryptopygus*. *гл* — глазок

на глазном пятне у членистоногих и *Symphyleona* разное (рис. 13, 9, 10). Размеры глазков могут быть неодинаковыми. У пещерных, подстилочных и почвенных форм встречаются все стадии редукции числа глазков и окраски глазного пятна (рис. 13, 11—16).

Регрессия зрительного аппарата проявляется в редукции не только числа глазков, но и объема оптических центров, пропорционально уменьшению площади роговицы (Thibaud, 1976). У *Onychiuridae*, *Cyphoderidae*, *Neelidae* и в различных родах других

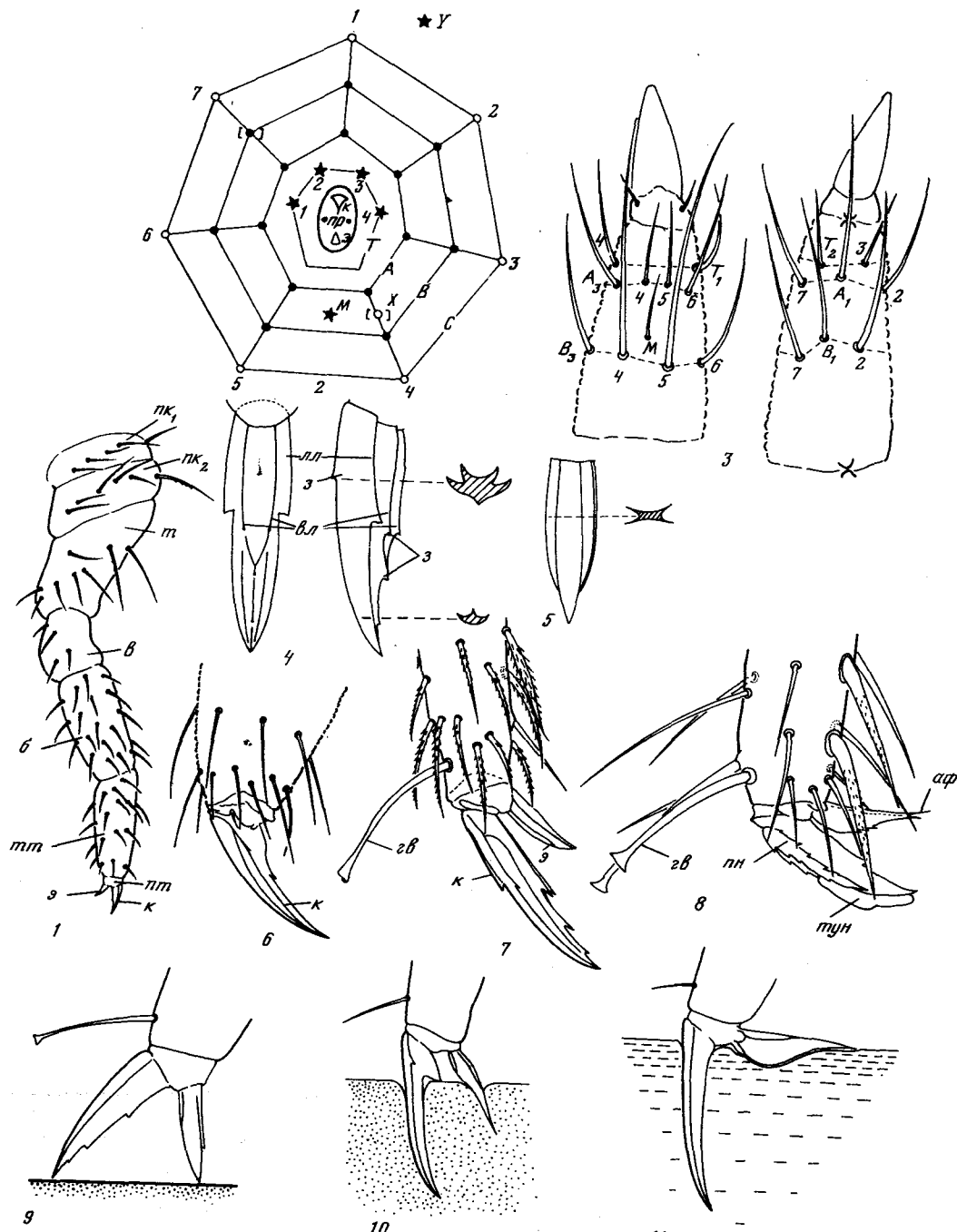


Рис. 14. Нога (по Деарвану, Русеку, Стаху, Бешу, Христиансену, Мартыновой, Хютеру)
1 — части ноги (Isotomidae); 2, 3 — схема обозначения хет на тибіотарзусе (ряды А и В присутствуют у Poduromorpha и Isotomidae, ряд С и хета Х — только у Isotomidae, ряд Т и хета М — только у Poduromorpha, хета Y — только у Onychiuridae. В7 хета отс. на 3-й паре ног у Poduromorpha, Х хета отс. на 1- и 2-й паре ног у Isotomidae); 4 — схема строения коготка; 5 — схема строения эмподия; 6—8 — дист. части ног: 6 — Pseudachorutes, 7 — Entomobryoides, 8 — Spatulosminthurus; 9—11 — положение коготка и эмподия на раз-

семейств глаза отсутствуют. У некоторых коллембол обнаружены срединные фронтальные глазки в рудиментарной форме. Они имеют вид темных пятен (Christiansen, Bellinger, 1980—1981). На глазном пятне, кроме самих глазков, располагаются обычные или модифицированные хеты, иногда шипообразный вырост (*Podura aquatica*).

Глаза коллембол нередко называют «нетипичным» сложным глазом (Paulus, 1972). По мнению Барра (Barra, 1971), правильнее называть их агрегированными. Обычно поле зрения отдельного омматидия у коллембол составляет 20—30°, углы между осями смежных глазков 16—60°, в результате поля зрения глазков сильно перекрываются. Бинокулярным зрением обладают только Symphyleona и некоторые виды других таксонов с хорошо развитыми глазами (Schaller, 1970).

Грудь. Состоит из трех сегментов. В каждом из них, как и на любом брюшном сегменте, различают тергит (спинная часть сегмента), стернит (брюшная часть) и соединяющую их плеуральную область. У Poduromorpha тергит I сегмента груди небольшой, но несет хеты и хорошо заметен с дорсальной стороны, у Entomobryomorpha он часто скрыт под II сегментом груди и всегда лишен хет. У Neelipleona и Symphyleona границы сегментов трудно определить, грудь и брюшко не отделены. У первых грудь составляет большую часть туловища, у вторых она мала по сравнению с брюшком.

Ноги. Каждый сегмент груди несет одну пару ног со следующими частями; тазиком (соха), вертлугом (trochanter), бедром (femur) и голенелапкой (tibiotarsus) — тибіотарзусом. В основании ног различают субкоксу (иногда две), входящую в плеуральную область сегмента (рис. 14, 1). К дистальной части тибіотарзуса примыкает коготковый сегмент (претарзус) с одной — двумя хетами. Претарзус несет крупный непарный коготок и эмподиальный придаток (эмподий). Коготок обычно имеет несколько внутренних и латеральных пластинок с зубцами (рис. 14, 4, 6, 7). У некоторых Isotomidae и Symphyleona внешняя сторона коготка прикрыта прозрачной мембраной (туникой) (рис. 14, 8), либо имеется латеральная базальная зубчатая ламелла, или псевдонихия. Эмподий обычно уже и короче коготка, иногда с зубчиками и апикальной щетинкой или филламентом (рис. 14, 5, 7, 8). Реже эмподий рудиментарен или отсутствует (рис. 14, 6).

Над коготком с наружной стороны находится один или несколько длинных чувствительных тибіотарзальных волосков (англ. — tenent hair, фр. — ergot), которые могут быть шпательевидно утолщенными, головчатыми или заостренными. Реже тибіотарзальные волоски слабо дифференцированы или отсутствуют. Хетотаксия тибіотарзуса в целом широко используется в таксономии, особенно у форм с небольшим числом хет. Предложена номенклатура этих хет (Yosii, 1962; Lawrence, 1977; Deharveng, 1983). Схема их расположения показана на рис. 14, 2, 3.

При ходьбе и в состоянии покоя коллемболы опираются на острие коготка, касаясь тибіотарзальными волосками субстрата. Используется как опора и эмподий (рис. 14, 9—11).

Брюшко. Типично подразделено на шесть сегментов. Они могут быть приблизительно равной длины (гомономная сегментация), либо IV сегмент, несущий прыгательную вилку, длиннее остальных (гетерономная сегментация) (рис. 1, 1, 2). Границы сегментов брюшка отчетливо выражены у Entomobryoides. У Poduromorpha сегменты отделены сужениями и ограничены более тонкой грануляцией или полосой без хет. Последние брюшные сегменты у Neelidae, а также первые четыре сегмента брюшка многих Symphyleona слиты, без выраженных сегментных границ. У последних эта часть тела называется «большим брюшком»; два последних сегмента брюшка (V и VI) называются «малым брюшком». Они обычно отделены от остального брюшка, иногда слиты друг с другом. Последние 2—3 брюшных сегмента сливаются также у некоторых Isotomidae и Neanuridae.

ных субстратах: 9 — твердом (Entomobrya), 10 — вязком (Pseudosinella), 11 — воде (Isotomurus). к — коготок; э — эмподий; пр — претарзус; тт — тибіотарзус; б — бедро; в — вертлуг; т — тазик; лк — предкокса; гв — головчатый волосок; вл — внутр. ламелла; лл — латер. ламелла; з — зубцы; пл — псевдонихия; аф —

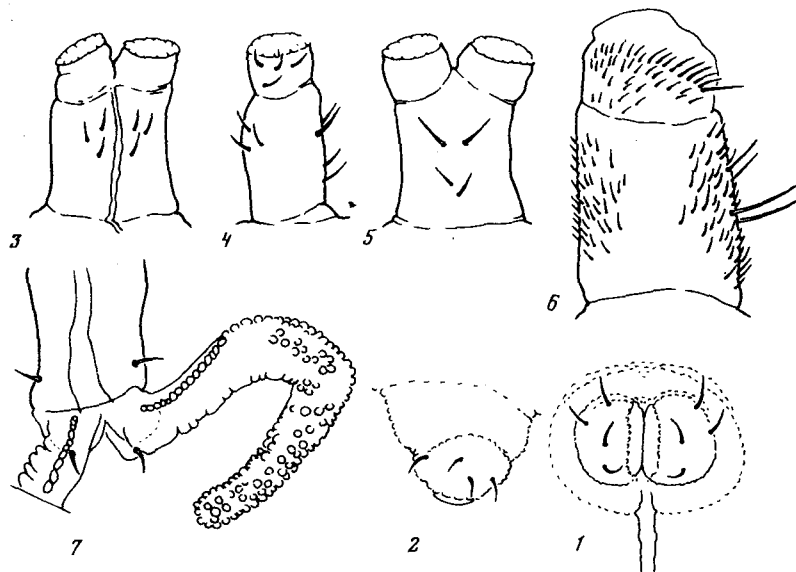


Рис. 15. Вентральная трубка (по Фьелльбергу, Деарвану, Бешу)

1, 2— *Willemia* (1— вид снизу, 2— сбоку); 3—5— *Isotoma* (3— вид спереди, 4— сбоку, 5— сзади); 6— *Agrenia*; 7— *Dicyrtomina*

I, III и IV сегменты брюшка несут специфические придатки, которые характерны только для коллембол.

Вентральная (брюшная) трубка — округлый или цилиндрический придаток на I сегменте брюшка, состоящий из основания и двух боковых лопастей — мешковидных коксальных пузырьков (рис. 15, 3—5). У *Poduromorpha* брюшная трубка короткая, у *Entomobryomorpha* может быть крупной, но выпячивающиеся пузырьки обычно не заметны. Вентральная трубка несет хеты, количество которых отличается в разных таксономических группах (рис. 15, 1, 2, 6, 7). У многих *Symphyleona* она обычно имеет длинные выпячивающиеся тяжи (рис. 15, 7). Они гладкие или покрыты бугорками.

Вентральная трубка выполняет несколько функций, среди которых главные — газообмен (до 1/3 от общего; Ruppel, 1953) и осморегуляция, адсорбция воды и ионов. Проведение ионов и водоадсорбиционная способность брюшной трубки подтверждены экспериментально (Eisenbeis, Wichard, 1975; Eisenbeis, 1982). Вентральная трубка используется также для фиксации тела при движении по гладкой вертикальной поверхности, при этом пузырьки (или тяжи) трубки выворачиваются. Считают, что механизм удерживания коллембол на гладкой поверхности основан на прилипании с помощью секрета лабиальных желез, поступающего к вентральной трубке по вентральному желобку.

У видов, имеющих прыгательную вилку, на III сегменте брюшка расположена зацепка. Она имеет непарное основание, а ее дистальные парные концы снабжены зубцами, которые закрепляют вилку за утолщенные участки денс (рис. 16, 1, 2). Максимальное число зубцов на зацепке 4—5, их форма часто модифицируется. Зацепка обычно несет хеты (рис. 16, 3—5).

Прыгательная вилка расположена вентрально на IV сегменте брюшка. Имеет непарное основание — манубрий (*manubrium*), от которого отходят парные образования — денсы (*dentes*), заканчивающиеся небольшим когтевидным придатком — мукро (*micro*) (рис. 1; 16). На прыгательной вилке различают дорсальную и вентральную поверхности (в расправленном состоянии). У ряда авторов вентральная поверхность называется также передней, а дорсальная — задней. Длина прыгательной вилки у коллембол сильно варьирует: в подогнутом положении она может заходить за вентральную трубку, достигая даже области рта, как у *Campylothorax longicornis*, либо редукцироваться вплоть

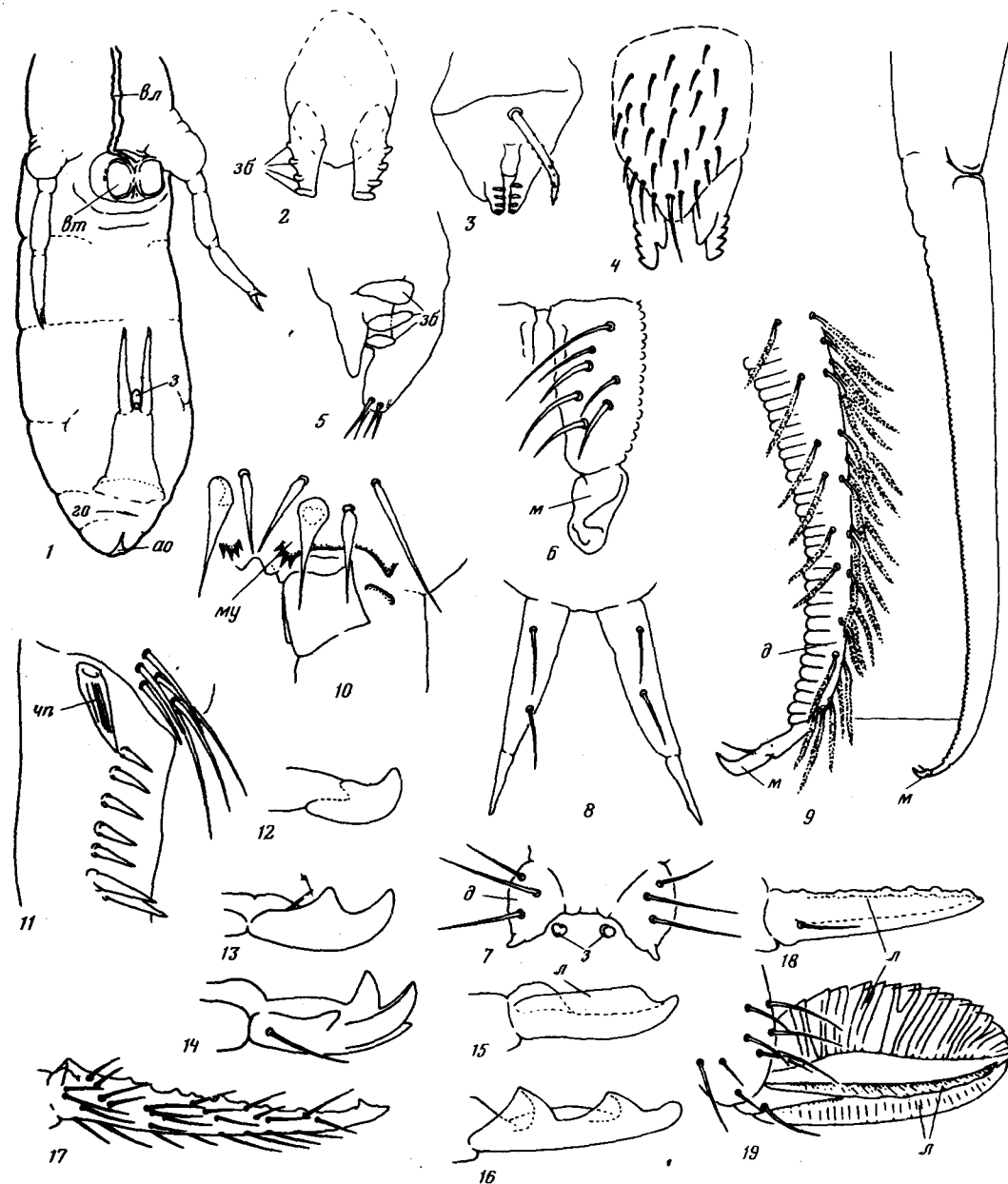


Рис. 16. Прыгательная вилка и зацепка (по Стаху, Мартыновой, Фьелльбергу, Бешу и ориг.)

1— взаимное расположение прыг. вилки и зацепки (вид снизу); 2—5— зацепка: 2— *Hypogastrura*, 3— *Janetschekbrya*, 4— *Agrenia*, 5— *Allacma*; 6—11— прыг. вилка: 6— *Hypogastrura*, 7— *Protaphorura furcifer*, 8— *Xenylla*, 9— *Sinella*, 10— *Isotoma*, 11— *Pogonognathellus*; 12—19— мукро: 12— *Seira*, 13— *Lepidocyrtus*, 14— зацепка, 15— *Hypogastrura*, 16— *Odontella*, 17— *Tomocerus*, 18— *Sminthurus*, 19— *Sminthurides*. з — зацепка; вт — вентр. трубка; го — генитальное отверстие; ао — ан. отверстие; зб — зубцы зацепки; му — манубриальное утолщение; кл — чешуевидный придаток; л — ламелла; д — денс; м — мукро; вл — вентр. линия

до полного исчезновения (особенно у почвенных форм), что обычно сопровождается и редукцией зацепки. Соотношение частей прыгательной вилки также изменяется в широких пределах (рис. 16, 6—9). Иногда они сливаются друг с другом частично или полностью: манубрий с денс, или денс с мукро, образуя мукроденс.

В основании денс имеются хитиновые утолщения, или ребра, служащие для сцепления с зубцами зацепки. Дистальная часть манубрия у *Isotomidae* видоизменяется, образуя манубриальное утолщение (рис. 16, 10). Дорсальная поверхность денс часто несет поперечные складки, особенно у *Entomobryidae*. На внутренней стороне денс *Tomoceridae* имеются шипы (рис. 16, 11). Шипы или шиповидные хеты на денс конвергентно возникают и в других таксонах: *Isotomidae*, *Entomobryidae*, *Neelidae*, *Arghopalitidae*, *Dicyrtomidae*. Иногда денс подразделен на 2—3 участка (*Tomoceroidae*, *Neelidae*, *Poduridae*). У *Neelidae* специальные отростки манубрия и денс образуют вторичное сочленение. Мукро очень разнообразен по форме, часто несет зубцы и ламеллы, реже шипы или хеты (рис. 16, 12—19).

На V сегменте брюшка расположено генитальное отверстие. Строение генитального поля особенно сложное у самцов большинства *Entomobryomorpha* и *Symphyleona* (рис. 17). Половой диморфизм проявляется, прежде всего, в положении половой щели: у самцов она продольная, у самок — поперечная. У членистобрюхих самцы отличаются от самок наличием шипиков на разных участках тела, голове или усиках; присутствием латеральных крючков, кистевидных или перистых хет, или другими сходными образованиями, например так называемый брюшной орган *Onychiuridae* (рис. 43, 20—22). У некоторых *Entomobryidae* отмечены половые различия в характере пигментации. У многих видов вторично половые признаки, связанные с хетотаксией и структурой покровов, проявляются циклически (см. эпитокию). Наиболее четко половой диморфизм выражен у слитнобрюхих, особенно *Sminthuridae* и *Bourletiellidae*. Обычно самцы меньше самок, иногда отличаются окраской, чаще наличием разнообразных морфологических структур на голове, груди или в задней части брюшка — макрохет, пузырьков, непарных лобных выростов — так называемого назального органа и др. (фото 20). У большинства *Sminthuridae* усики самцов модифицированы в «хватательный» орган. Самки многих *Symphyleona* имеют анальные придатки.

Анальное отверстие (рис. 17, 8) на VI сегменте брюшка открывается терминально или вентрально, трехлучевое. Оно ограничено непарной дорсальной и двумя парными вентро-латеральными лопастями (вальвами), на которых расположены обычные, а у ряда форм и модифицированные хеты, особенно у *Symphyleona* (рис. 17, 10). По бокам анального отверстия у самок большинства слитнобрюхих коллембол расположены парные анальные (по терминологии ряда авторов — субанальные) придатки (рис. 17, 10). Их форма разнообразна — от щетинковидной до лопаточковидной или пальмовидно рассеченной (рис. 78, 20).

На VI, реже V, сегменте брюшка могут находиться анальные шипы, расположенные на папиллах или без них (рис. 5, 35—37).

Особь могут морфологически меняться после каждой линьки. Среди форм полиморфизма следует указать на экоморфоз, цикломорфоз, эпитокию (рис. 18).

Экоморфоз (рис. 18, 1, 2) — изменение морфологии при неблагоприятных климатических условиях, чаще всего в жаркие и сухие периоды (Cassagnau, 1956, 1971b). Явление особенно характерно для *Isotomidae* и *Hypogastruridae*. Экоморфные особи отличаются от нормальных уплотнением кутикулы, грануляцией и сетчатостью покрова, укорочением и утолщением анальных шипов, появлением дополнительных выростов, изменением формы и размера постантеннального органа, мукро, коготков, ротовых частей и облика хет. Многие экоморфные особи впадают в неактивное состояние типа диапаузы. Внешний облик экоморфных форм настолько отличается от обычного для данного вида, что в ряде случаев их принимали за новые виды или рода, например экоморфная форма *Isotoma olivacea* описана как *Spinisotoma pectinata* Stach, 1926.

Цикломорфоз — менее значительные регулярные сезонные изменения в морфологии особей (рис. 18, 3—5). Зимняя и летняя формы *Isotoma hiemalis* отличаются формой

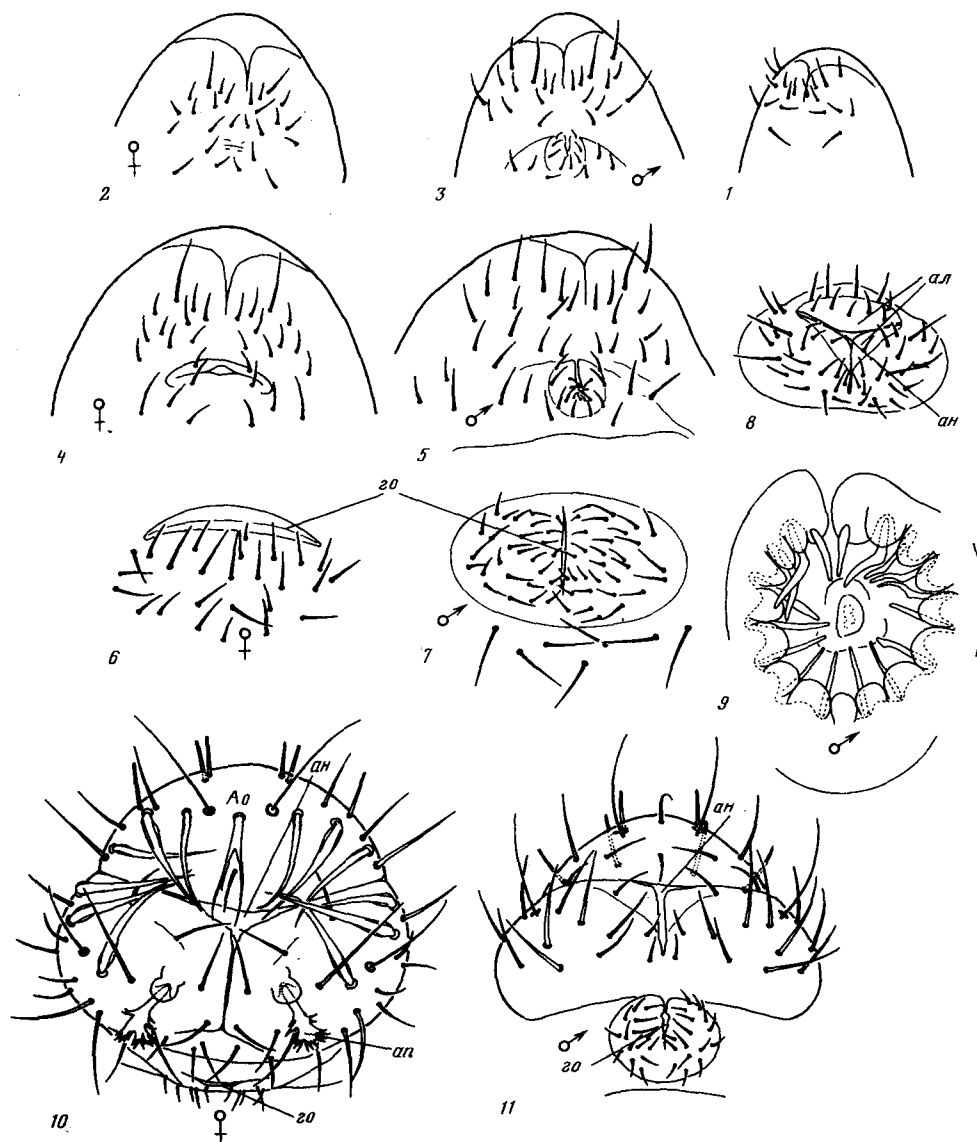


Рис. 17. Аногенитальные сегменты (по Бещ-Пино, Мартыновой, Щептицкому, Бещу)

1—5 — развитие генитального поля (*Proisotoma minuta*): 1—3 — ювенилы; 4, 5 — взрослые; 6, 7 — генитальное поле *Onychiurus*; 8 — ан. отверстие *Onychiurus*; 9 — генитальное поле самца *Entomobryidae*; 10, 11 — аногенитальные сегменты *Symphyleona*. 20 — генитальное отверстие; ал — ан. лопасть; ап — ан. придатки; ан — ан. отверстие

мукро, коготков ног, а также другими признаками (Fjellberg, 1976b). Между зимней и летней морфами имеются все варианты с промежуточной формой мукро. Цеттель (Zettel, 1983) считает, что цикломорфоз у *I. hiemalis* — свободнотекущий циркадный ритм, независимый от температуры и фотопериода.

У некоторых *Symphyleona* (*Bourletiellidae*) отмечено явление нейтрализации вторичных половых признаков — исчезновение внешних различий между полами в определенные сезоны года (рис. 18, 6—11).

Эпитокия — репродуктивные изменения в морфологии, преимущественно самцов.

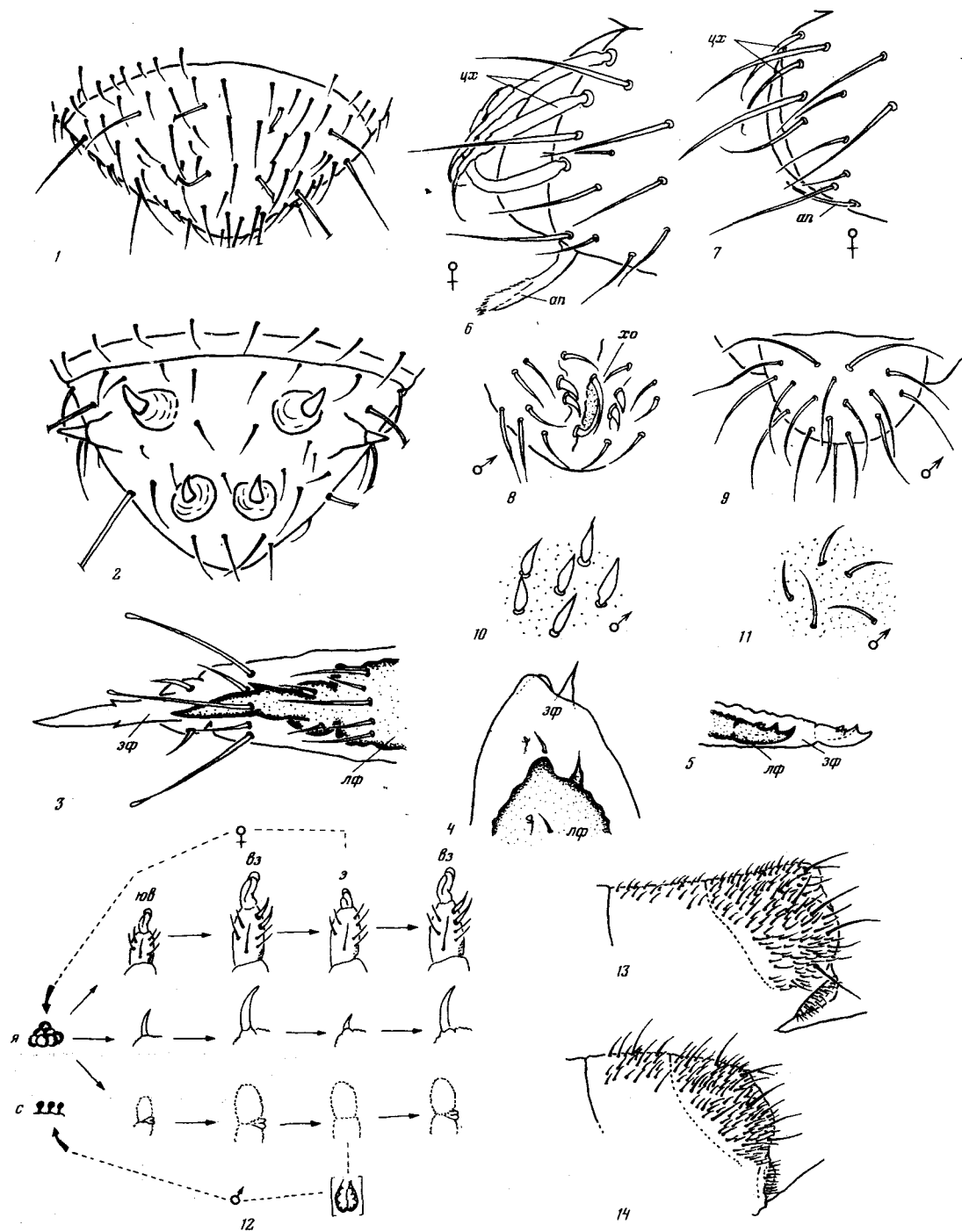


Рис. 18. Полиморфизм (по Буржуа и Кассаньо, Кассаньо, Начт, Фьелльбергу)

1, 2 — экоморфоз, конец бр. *Proisotoma* (*Appendisotoma*) *alleghanensis* (2 — экоморфная форма); 3—5 — цикломорфоз *Isotoma nivea* (линяющая особь): 3 — нога, 4 — апик. часть усика, 5 — мукро; 6—11 — нейтрализация вторичных половых признаков в сем. *Bourletiellidae*: 6—9 — конец бр., 10, 11 — хеты дорс. поверхности большого бр. у самца (6, 8, 10 — нормальные формы; 7, 9, 11 — нейтральные формы); 12—14 —

У коллембол четко разграничены репродуктивный и нерепродуктивный периоды. Размножающиеся особи могут отличаться формой хет, видоизменением коготков, мукро и анальных шипов (Bourgeois, 1973; Fjellberg, 1976a). После откладки яиц и сперматофоров они линяют и приобретают нормальный вид. Новый репродуктивный период наступает через одну или несколько линек.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

(Сост. С. К. Стебаева)

У представителей различных таксонов коллембол хорошо выделяются черты конвергентного сходства, связанные с обитанием в определенных ярусах биогеоценоза.

В экологической классификации ногохвосток широкое распространение получило построение системы жизненных форм, опирающееся на комплекс адаптивных морфологических особенностей видов. Основы этой системы созданы Г. Гизиным (Gisin, 1943) и дополнены рядом авторов (Григорьева, 1950; Bockemühl, 1956; Christiansen, 1964). Коллембол делят на три большие ярусные группы — атмобиос, гемизафон и эузафон в соответствии с внешними особенностями строения, адаптирующими животных к напочвенному, полупочвенному (в подстилке) и собственно почвенному (в минеральных горизонтах) образу жизни.

С. К. Стебаева (1970) дополнила и расширила систему жизненных форм предшествующих авторов, введя в нее ряд количественных критериев для более дробных подразделений. В соответствии с этим предлагается выделять четыре группы жизненных форм коллембол (рис. 19).

1. Поверхностные и верхнеподстилочные формы. Общие особенности: у большинства полный набор глазков (8+8), сильное развитие пигмента, конечностей, прыгательной вилки. Включают четыре жизненные формы:

а) атмобионты — обитатели макрофитов, поверхности рыхлых подстилок. Совершают регулярные суточные миграции в травостой, на деревья и кустарники. Характеризуются яркой окраской, длинными усиками, ногами и прыгательной вилкой, крупными размерами (1,8—6,0 мм), простым строением антеннального и часто — отсутствием постантеннального органа, усложнением коготков ног, покровами с эпикутикулой или защитным слоем из макрохет и чешуек. Многие виды родов *Orchesella*, *Entomobrya*, *Sminthurus*, *Bourletiella* и др.;

б) верхнеподстилочные формы — типичные обитатели верхних слоев подстилки. Имеют обычно средние размеры, усики и ноги умеренной длины, полный набор глазков. Почти все виды родов *Hypogastrura*, *Pseudachorutes*, *Brachystomella*, *Sminthurinus*, часть видов *Entomobrya*, *Willowsia*, некоторые *Isotoma* (с 8+8 глазками), *Friesia* и др. Сюда же следует отнести и очень крупных пигментированных *Onychiuridae* с прыгательной вилкой (*Tetrodontophora*), хотя они и лишены глаз, и обитателей моховых субстратов (*Morulina*) с максимальным для рода числом глазков (5+5), но без развитой прыгательной вилки. Вилка слабо развита или отсутствует и у других верхнеподстилочных форм сем. *Neanuridae*;

в) нейстонные формы — обитатели водных поверхностей или переувлажненных грунтов. В связи с жизнью на водных пленках они приобрели ряд специфических черт: мукро сильно расширен и снабжен широкими веслообразными ламеллами или многочисленными зубцами, коготок ног удлинненный, с расширенным эмподием и часто длинной субапикальной нитью (филаментом). Типичны: *Podura aquatica*, некоторые виды рода *Isotomurus*, *Sminthurides*, *Heterosminthurus*, *Archisotoma* и др.;

г) «кортицикольные» формы — ксерорезистентные ногохвостки, обычные обитатели лишайников и мхов на скалах и стволах деревьев, сухих подстилок. Пигментация интенсивная, кутикула часто уплотненная, с ячеистым орнаментом. У большинства имеются многочисленные головчатые волоски на биотарзусах, эмподий часто редуцирован. Ряд видов родов *Pseudachorutes*, *Vertagopus*,

эпитокия: 12 — схема эпитокии *Ceratophysella* (изменение усиков, ан. шипов и прыг. вилки); 13, 14 — конец бр. *Agrenia polymorpha* (13 — эпитокиальная форма); э — эпитокиальная форма; сп — сперматофоры; юв — ювениль; я — яйца; цх — циркуманальные хеты; вэ — взрослые; хо — хватательный орган самца; ап — ан. придаток; зф — зимняя форма; лф — летняя форма

Группы жизненных форм	Эволюционно-систематические линии	Эволюционно-систематические линии			
		Гипогаструроидно-онихиуроидная	Изотомоидная	Энтомобриидная	Сминтуриидная
Поверхностные и верхнеповерхностные	Копти-циклопидные	1	9		
	Мелсто-ные	2	10		22
	Амфибиотические			16	23
	Верхнепо-верхностные	3	11	17	24
Полупочвенные	Нижнепо-верхностные	4	12	18	
	Подстилочные почвенные	5	13	19	25
Почвенные	Верхнепо-верхностные	6	14		
	Глубинные	7	15		26
Узкоспециализированные	Трогломорфные	8		20	27
	Синэкоморфные			21	

Рис. 19. Габитусы коллембол разных жизненных форм (по Стебаевой)

1— *Xenylla maritima*; 2— *Pseudanurida billitonensis*; 3— *Hypogastrura gr. manubrialis*; 4— *Xenyllodes armatus*; 5— *Anurida granulata*; 6— *Protaphorura gr. armata*; 7— *Mesaphorura gr. krausbaueri*; 8— *Typhlogastrura sp.* (пещеры); 9— *Anurophorus laticis*; 10— *Ballistura gr. schoetti*; 11— *Isotoma violacea*; 12— *I. notabilis*; 13— *Folsomia multisetia*; 14— *Isotomiella minor*; 15— *Isotomodes productus*; 16— *Entomobrya*; 17— *Lepidocyrtus cyaneus*; 18— *Pseudosinella wahlgreni*; 19— *P. alba*; 20— *Sinella sp.* (пещеры); 21— *Cyphoderus sp.*; 22— *Sminthurides malmgreni*; 23— *Sminthurus sp.*; 24— *Sminthurinus niger*; 25— *Arrhopalites principalis*; 26— *Megalothorax minimus*; 27— *Arrhopalites sp.* (пещеры)

Anurophorus, *Xenylla* и др. Часть из них имеет меньше, чем 8+8 глазков (*Xenylla*) или не имеет прыгательной вилки (*Anurophorus*), но это следствие филогенетических ограничений.

II. Гемизафические (полупочвенные) формы. Конвергентные черты: частичная редукция глаз, пигмента, прыгательной вилки. Среди них:

а) нижнеподстилочные формы отличаются первой стадией редукции глаз (глазков от 6+6 до 4+4), пигментация ослаблена, прыгательная вилка укорочена или отсутствует. ПАО имеет черты усложнения. Адаптированы к обитанию в толще мхов, в ферментативном слое подстилки. *Tomosegus*, часть *Xenylla*, *Microgastrura*, *Odontella*, *Cryptopygus* и др.;

б) подстильно-почвенные формы характеризуются второй стадией редукции глаз, окраски, прыгательной вилки. Глазков от 3+3 до 1+1, пигментация слабая, прыгательная вилка короткая или отсутствует. *Arrhopalites*, часть *Folsomia*, *Neapurga*, *Anurida* и др.

III. Эузафические (почвенные) формы. Черты сходства: полная редукция глаз, пигмента и часто — прыгательной вилки. Характерно дальнейшее уменьшение относительного размера придатков (усиков, ног) и ширины тела. Строение АО и ПАО усложнено:

а) верхнепочвенные формы — относительно крупные эузафические коллемболы (более 1 мм). Большинство *Onychiurinae*, некоторые *Tullbergiinae*, а также крупные безглазые *Cryptopygus*, *Folsomia* и *Anurida*. Населяют верхние слои почвы, а в глубь проникают по крупным ходам и трещинам;

б) глубокопочвенные формы объединяют мелких представителей тех же и некоторых других родов (менее 1 мм), способны проникать в глубь по тонким почвенным капиллярам.

IV. Специализированные обитатели пещер (троглобионты), муравейников и термитников (синэкоморфы). Отличаются полной редукцией глаз и пигмента при сохранении ряда черт поверхностных форм (развитые конечности и прыгательная вилка). Многие *Plutomyrus*, *Sinella* и т. п.

Жизненные формы, тесно связанные с почвой, наиболее полно представлены в гипогаструроидно-онихиуроидном и изотомоидном рядах. Адаптации, характерные для поверхностно живущих форм, лучше всего выражены у эволюционно относительно молодых групп сминтурид и энтомобриид.

БИОЛОГИЯ

(Сост. С. К. Стебаева)

Для коллембол как примитивной группы характерно типичное «наружно-внутреннее» (в понимании М. С. Гилярова, 1970) осеменение, происходящее без спаривания, т. е. без переноса спермы или сперматофора самцом в половые протоки самки.

Обычно самцы откладывают капли спермы на гиалиновых стебельках непосредственно на субстрат. У слитнобрюхих описаны сперматофоры с защитной оболочкой. Форма сперматофоров и способ укрепления капли спермы разнообразны (рис. 20, 7—11). У *Neapurginae* известны сложные сперматофоры с несколькими каплями на разветвленной ножке (*Betsch-Pinot*, 1974) (рис. 20, 9).

Для большинства коллембол характерно беспорядочное рассеивание сперматофоров с активным неизбирательным захватом их самками в присутствии или отсутствии самцов. Вероятность такого непрямого оплодотворения увеличивается в скоплениях ногохвосток. У *Symphyleona* отмечены разные варианты полового поведения, до достаточно сложного — «ухаживания» (рис. 20, 12, 13), при котором оплодотворение происходит избирательно, и самка получает сперматофор, только что выделенный самцом (*Betsch*, 1974; *Betsch-Pinot*, 1977). Прямая передача спермы без посредства субстрата известна пока только у *Sphaeridia pumilis* (*Blancaert*, *Mertens*, 1977): самец откладывает каплю спермы непосредственно на генитальное отверстие самки, после чего прикрепляется к ее аногенитальному сегменту вентральной трубкой.

Формы поведения самца при откладке сперматофоров разнообразны (рис. 20, 12, 13). У некоторых *Symphyleona* существуют даже особые морфологические структуры,

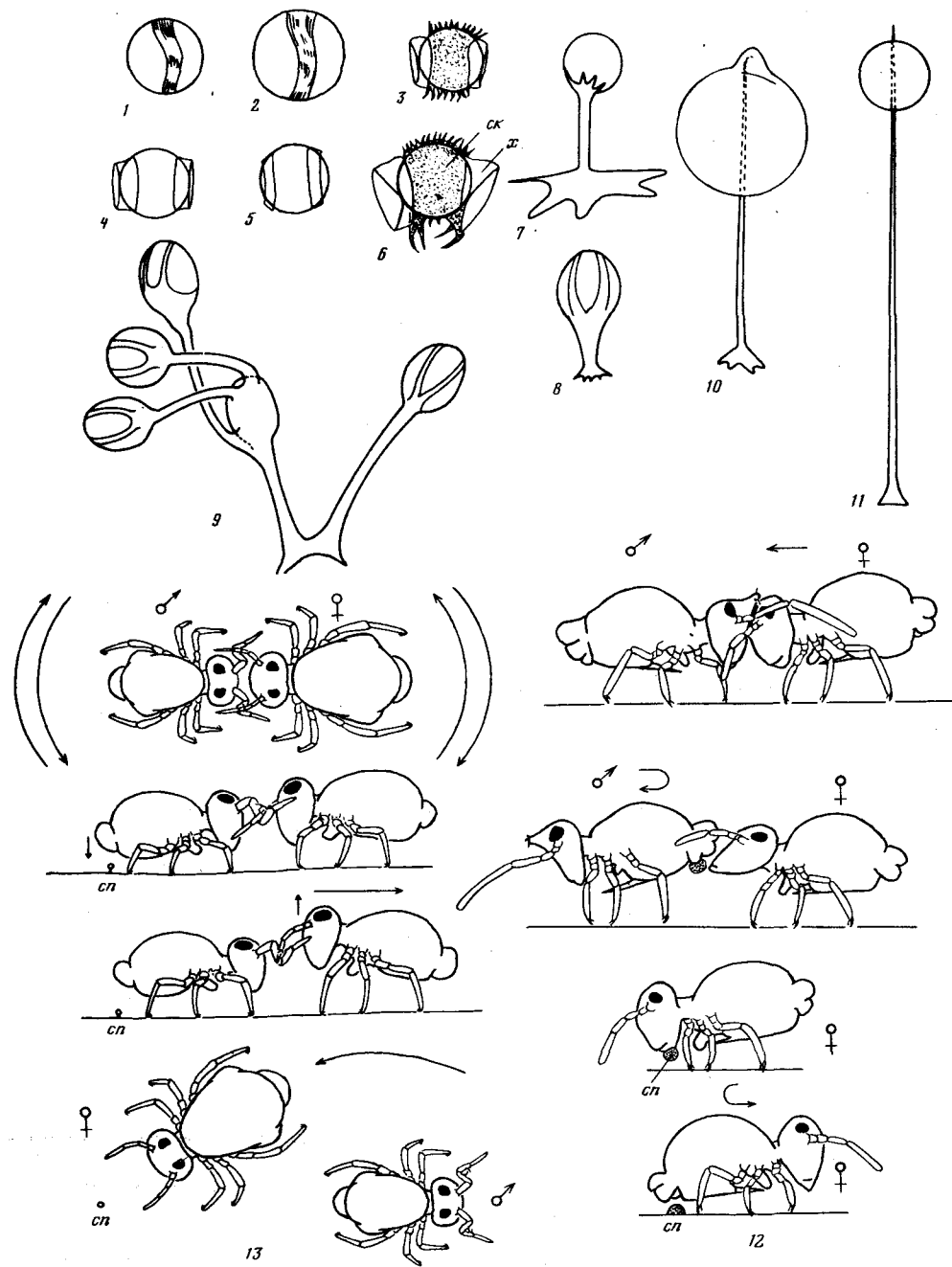


Рис. 20. Яйца, сперматофоры и половое поведение Symphypleona (по Хейлу, Бещу, Бещ-Пино, Кассаньо, Шлива)

1—6— яйца: 1— *Protaphorura tricampata*, 2— *P. procampata*, 3— *Lepidocyrtus lanuginosus*, 4— *Hypogastrura denticulata*, 5— *Isotoma sensibilis*, 6— *Tomocerus minor*; 7—11— сперматофоры: 7— *Podura aquatica*, 8— *Monobella grassei*, 9— *"Lathropyga" monticola*, 10— *Isotoma viridis*, 11— *Dicyrtomina minuta*; 12, 13— половое поведение: 12— *Bovicornia*, 13— *Denisiella*. *сп* — сперматофор; *ск* — серозная кутикула; *х* — хорион

в частности «хватательные» усики Sminthuridae, которые служат для удержания самки перед откладкой сперматофора, иногда в течение нескольких дней.

Для ряда форм коллембол характерен партеногенез, который может быть облигатным или факультативным. Он отмечен среди представителей Poduromorpha (некоторые Neanurinae, Tullbergiinae), Isotomidae (*Isotoma notabilis*, *Folsomia candida*), а также у слитнобрюхих коллембол (в родах *Arrhopalites*, *Megalothorax*). Вероятно, это явление достаточно широко распространено у мелких почвенных форм, особенно в экстремальных условиях.

У некоторых Neanurinae описаны как обоеполые, так и партеногенетические расы. Последние встречаются в местах с неблагоприятными условиями жизни. В партеногенетических популяциях *Neanura muscogum* наблюдается полиплоидия (Cassagnau, 1972a; Deharveng, 1984a).

Развитие необязательно непрерывное. Рост прерывается в холодные сезоны. Яйца и половозрелые стадии могут переживать сухие периоды в состоянии диапаузы. У некоторых видов это связано с экоморфозом.

Яйца коллембол неклеидоичные, чувствительные к высыханию, диаметром обычно 0,15—0,30 мм (рис. 20, 1—6). Яйца могут быть диапаузирующими и недиапаузирующими. У обоеполых видов слитнобрюхих (*Sminthurides aquaticus*, *Sphaeridia pumilis* и др.) самки откладывают оба сорта яиц, партеногенетические виды (*Arrhopalites sericus*, *Megalothorax minimus*; Blanquaert et al., 1981) — только недиапаузирующие яйца. Членистобрюхие откладывают незащищенные яйца. У слитнобрюхих многие виды покрывают их слоем жидких экскрементов, которые образуют защитную оболочку. Экспериментально показано, что яйца, не покрытые экскрементами, быстро высыхают (Betsch-Pinot, 1976). Размеры и форма яиц меняются во время эмбриогенеза.

Репродуктивный цикл тесно связан с линьками. У самок некоторых коллембол репродуктивный цикл повторяется в течение жизни 10—12 раз. Установлена хронологическая связь между фазами репродуктивного цикла, цикла линьки и питания (Palévoidy, 1974). У *Sinella coeca* описана спонтанная откладка сперматофоров всеми самками через 24—36 ч после линьки. Предполагают (Waldorf, 1975), что массовая откладка сперматофоров совпадает с присутствием полового феромона самки.

Линяют коллемболы на протяжении всей жизни. Число линек может быть очень большим, у некоторых видов — свыше 50. Кривая роста в ходе линек имеет S-образную форму (Joosse, Veltkamp, 1970).

В постэмбриогенезе обычно различают (Agrell, 1948) две фазы: ювенильную, когда наблюдается быстрое увеличение размеров, и взрослую, в течение которой рост постепенно замедляется. Ювенильная фаза длится от выхода из яйца до первой яйцекладки или откладки сперматофоров, вторая — от первой яйцекладки до конца жизни. У большинства коллембол переход ко второй фазе, когда открывается половая щель, происходит после пятой линьки (у разных видов варьирует от 2—4 до 12—14 и более). Однако физиологическая зрелость, т. е. способность откладывать сперматофоры или яйца, наступает иногда лишь через несколько линек после открытия полового отверстия (Barra, 1975). В пределах фаз различают возрасты: первому соответствует особь, вышедшая из яйца. Как правило, ювенильные особи первого возраста без следов половой щели, с упрощенной (дефинитивной) хетотаксией. Развитие хетотаксии на генитальном поле и формирование вторичных половых признаков происходят постепенно и заканчиваются к 5—6-му возрасту (Betsch, 1975). Формирование сенсорной хетотаксии обычно заканчивается на две линьки раньше, например у *Neanura tatricola* — после третьей линьки (Gruia, 1974).

ЭКОЛОГИЯ

(Сост. Н. М. Чернова)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. МЕСТООБИТАНИЯ

Коллемболы широко расселены по земному шару и связаны со всеми типами почв и растительности — от наскальных водорослевых и лишайниковых пленок до тропических лесов. Границы распространения лимитируются лишь постоянным ледовым покровом в высоких широтах и в высокогорье, хотя ногохвостки встречаются и на поверхности горных ледников, и у края ледовых шапок Земли.

Основные места обитания — скопления органического материала на поверхности почвы (лесная подстилка, степная ветошь, дернины и дерновины растений, прибрежные выбросы, помет крупных животных и т. п.). Коллемболы широко освоили также гумусированную и минеральную части почвенного профиля, проникая в подходящих условиях более чем на метровую глубину. Наряду с этим коллемболы — признанные пионеры почвообразовательного процесса, одни из первых обитателей пленочных почв на скалах и оголенных грунтах.

Ряд видов регулярно поднимается в травостой и на древесно-кустарниковую растительность, но размножение и переживание неблагоприятных сезонов происходит у них в почвенном ярусе.

Численность коллембол составляет десятки тысяч особей на квадратный метр площади. Лишь в самых сухих районах или при резких антропогенных нарушениях почв она опускается до сотен экземпляров, но во влажных, богатых органикой местообитаниях может достигать миллионов на квадратный метр.

Ногохвостки адаптированы к самым разнообразным почвенным режимам, и многие виды могут жить в чрезвычайно экстремальных условиях среды обитания.

АДАПТАЦИИ К ОСНОВНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Влажность. Кожное дыхание ногохвосток обуславливает высокую их чувствительность к влажности окружающего воздуха. Тем не менее особенности строения покровов, физиологические и поведенческие адаптации позволяют им осваивать местообитания с разным гидротермическим режимом.

Истинно ксерофильных форм среди коллембол, по-видимому, нет, но ряд видов, обитающих в сухих биотопах, отличается более высокой ксерорезистентностью и способен до некоторой степени противостоять иссушающему действию среды. Выживаемость большинства видов сухих степей имеет максимум при 100%-ной относительной влажности (Стебаева, 1975а). Однако некоторые из них, как, например, атмобионт *Deuterosternothorus gerandi* (у автора — *Bourletiella gerandi*), в этой ситуации испытывают заметное угнетение.

Предложено оценивать сопротивление кутикулы ногохвосток испарению через показатель дефицита насыщения воздуха атмосферной влажностью, умноженной на скорость потери воды (в мг/мм³/мин) (Vannier, 1975). У таких видов, как *Allacta fusca*, *Seira domestica*, кутикулярное сопротивление испарению в 50—100 раз выше, чем у *Tetradonthophora bielensis*, которая практически полностью неспособна управлять запасами воды своего тела.

У представителей, имеющих чешуйчатый покров на поверхности тела, даже частичное его нарушение вызывает резкое снижение выживаемости при уменьшении влажности воздуха.

Для отдельных видов отмечено явление ангидробноза. *Subisotoma variabilis* может находиться в высушенном состоянии несколько месяцев и после увлажнения вновь восстанавливать жизнедеятельность (Poinot, 1968).

Сезонные изменения гидротермического режима местообитаний (понижение влажности вместе с повышением температуры) вызывают у некоторых видов явление экоморфо-

за (Cassagnau, 1972). При экоморфозах у *Isotomidae* и *Hypogastruridae* происходят морфологические изменения в кутикуле и кишечнике, сильно увеличивается объем жирового тела (до 70%), в клетках возрастает концентрация уратов и протеинов. В это время животные уходят в глубь почвы и голодают.

В период засухи у ряда видов описано прекращение питания. У животных с пустым кишечником испарение воды из тела понижено (Vannier, Verhoef, 1978). Затем наступает тепловое оцепенение. Некоторые *Hypogastruridae* способны пребывать в таком состоянии год, виды *Tomocerius* — 1—3 мес (Thibaud, 1981).

Поведенческой реакцией на возрастание сухости воздуха является усиление двигательной активности особей. Эта реакция в лабораторных условиях тем интенсивнее, чем более гигрофилен вид. В результате происходит перераспределение коллембол в пространстве и усиливается их агрегированность (Joosse, 1971). Распределение одного и того же вида в лесной подстилке сильно меняется в зависимости от ее влажности. Прикомлевые участки с более выровненным режимом влажности часто служат «местами резервации» коллембол в сухой период (Чернова, 1977).

Вертикальные миграции ногохвосток также определяются в первую очередь условиями влажности. Широко применяемый метод учета их термоэлектрорами Берлезе—Тульгрена основан именно на стремлении особей разных видов уходить вглубь из пересыхающих сверху субстратов.

Перемещения в глубь минеральных слоев почвенного профиля доступны не всем видам и зависят как от их размеров, так и от скважности почвы. В целом при изменении влажности среды у почвенных обитателей более интенсивно проявляются вертикальные миграции, а у напочвенных — горизонтальные.

Влажность воздуха управляет также выходом ногохвосток на стволы деревьев и в травостой. Массовое появление коллембол на стволах регистрируется после дождей, и их ночная активность при этом выше, чем днем. При температуре в 20° С обратные миграции в подстилку начинаются у *Tomocerius vulgaris*, как менее резистентного вида, уже при 95%-ной относительной влажности, а у *Allacta fusca* — при 40%-ной (Bauer, 1979).

Влажность среды определяет у коллембол также успех линек и яйцекладки (Poinot, 1970; Massoud, Pinot, 1973). В период линек животные становятся особенно чувствительными к обезвоживанию, и тенденции к агрегированию у них усиливаются (Joosse, Verhoef, 1974).

Температура. Как у всех пойкилотермных организмов, скорость развития коллембол сильно зависит от поступления тепла извне. Температурный порог развития у всех видов разный; у многих он близок к 0° С (Hale, 1965), однако имеются и значительно более теплолюбивые формы. Так, для яиц *Orchesella cincta* этот порог составляет 8,6° С, *Tomocerius minor* — 6,9° С, при этом сумма эффективных температур для эмбриогенеза первого вида 73,8° С, для второго вдвое выше — 148,5° (van Straalen, Joosse, 1985).

Повышение температуры укорачивает межлиночный период (у *Onychiurus* sp. в области 7—27° С в 3 раза, у *Pseudosinella virei* — в 9 раз, *Heteromurus nitidus* — в 6 раз), при этом увеличивается смертность. У некоторых видов скорость развития возрастает вплоть до летальных температур (*T. minor*, *T. vulgaris* — до 24° С), у других перед верхней летальной точкой замедляется (*Folsomia caprida*). В целом для видов с более продолжительным межлиночным периодом верхние летальные температуры ниже, чем для видов с более коротким интервалом между линьками (Thibaud, 1975).

Колебания температур, по-видимому, синхронизируют линьки в популяциях. Температурный режим в разных частях ареала определяет продолжительность развития поколений. В горах Японии на высотах 450 м у *Folsomia octoculata* отмечается 2—3 генерации в году, на высоте 1700 м — одна генерация за два года (Tamura, Mihara, 1977). У арктических и антарктических видов, постоянно живущих при низких температурах, циклы развития занимают от трех до семи лет (Addison, 1981).

Нижние летальные температуры лежат в области — (10—15° С), но отдельные виды, как, например, *Cryptopygus antarcticus*, выносят до —27° С (Somme, 1978). При этом

животные не промерзают. Образование льда в тканях тела для них смертельно. Основной физиологический механизм переохлаждения — накопление криопротекторов, в качестве которых у многих видов служит глицерин, и кроме него, маннит, глюкоза, ксилоза, трегалоза и, возможно, фруктоза (Block, Sømme, 1982).

Обычная температура холодого оцепенения коллембол близка к нулю, но особо холодостойкие виды могут быть активны при -6°C .

Поведенческие адаптации для избегания замерзания — быстрое опорожнение кишечника вслед за резким снижением температуры. У кормящихся особей устойчивость к холоду ниже.

Резистентность ювенильных стадий заметно выше, чем взрослых. Например, вышедшая из яиц молодь *Hypogastrura assimilis* может переохлаждаться до $-23,3^{\circ}$, взрослые особи до -19° ; соответствующие критические точки для *Orchesella villosa* — $15,9$ и $-5,1^{\circ}\text{C}$ (Zettel, 1982).

Холодоустойчивость особей меняется в течение года (Челноков, 1975; Block, 1983). Резистентность возрастает под влиянием сокращающейся длины дня (Allmen, Zettel, 1984; Zettel, 1984a). Однако фотопериодизм обнаружен не у всех видов; например, у *Isotoma hiemalis* холодоустойчивость развивается лишь зимой при прямом влиянии низких температур, что связано с цикломорфозом (Zettel, Allmen, 1982). У глубокопочвенных видов таких механизмов не обнаружено.

В умеренных широтах целый ряд видов проявляет подснежную активность. Массовые появления коллембол на снегу были отмечены еще в XVII в. К ним способны такие «зимние» виды, как *Hypogastrura socialis*, *Isotoma hiemalis*, *Entomobrya nivalis* и многие другие. В Финляндии выявлено 28 видов, способных к активности в толще и на поверхности снега. Многие из них темноокрашены и появляются только днем, что позволяет использовать тепло солнечной радиации. Массовый выход коллембол на снег происходит чаще весной, в марте, при плюсовых температурах воздуха, когда снег становится теплее почвы (Aitchison, 1979). Важна температура не только поверхности, но и профиля снега, как и отсутствие в его толще ледяных корок. Выход на снег стимулируется также изменением барометрического давления (Zettel, 1984b).

У арктических и антарктических видов обнаружена более высокая скорость обмена, чем у видов умеренных широт. Коэффициент Q_{10} в области положительных температур, близких к 0°C , особенно высок у молодых особей. Для *Cryptopygus antarcticus* он равен 21 у ювенильных форм и 2 — у взрослых, т. е. даже незначительное повышение температуры быстро активизирует молодых коллембол (Vannier, Thibaud, 1971).

В целом ногохвостки — холодолюбивая и холодовыносливая группа членистоногих, и суммарный уровень их численности увеличивается к более высоким широтам как в лесных, так и открытых ландшафтах (Petersen, Luxton, 1982).

Свет. Отношение коллембол к свету, очевидно, определяется принадлежностью вида к жизненной форме. Пигментация и развитие глаз у атмобионтных ногохвосток свидетельствует о значительной роли светового фактора в их жизни. У *Vertagorus sagekensis* экспериментально доказана способность к световой ориентации. Динамика суточного распределения этого вида четко зависела от направления солнечных лучей, тогда как у близкого вида *V. westerlundii* подобной зависимости не обнаружено (Leinaas, Fjellberg, 1985). У видов, выходящих зимой на снег, повышение температуры вызывает положительный фототаксис, помогающий животным выбираться на поверхность. Обитатели стволов деревьев при 100%-ной влажности воздуха могут выносить прямые солнечные лучи, что отмечено даже для такого вида, как *Tomoscepus vulgaris* (Bauer, 1979).

У почвенных форм преобладает отрицательный фототаксис, тогда как пещерные виды не проявляют фотопреферендума.

Газовый состав воздуха и химические свойства среды обитания. В местообитаниях коллембол возможно временное создание анаэробных условий, к чему многие виды оказываются достаточно хорошо адаптированными.

Показано, что ряд обитателей навоза и гниющих растительных масс очень устойчив

к высоким концентрациям некоторых токсичных газов (Moursi, 1962). Концентрация CO_2 , при которой половина популяции погибала в течение недели, составляла для *Cryptopygus thermophilus* (у автота — *Isotoma thermophila*) — 17%, *Hypogastrura bengtssoni* — около 7% и *Onychiurus armatus* — 1,7%. Аммиак оказался ядовитым при содержании в сотые доли процента даже для навозных видов.

Коллемболы, зимующие на обледенелых щебнистых россыпях или скалах, часто оказываются замурованными под ледяной коркой. При выдерживании в атмосфере чистого азота *Anurophorus laricis* и *Xenylla maritima* (типичные наскальные виды) живут до трех суток, тогда как обитатель подстилки *Isotoma notabilis* погибает через 3 мин (Leinaas, Sømme, 1984). У *Tetracanthella wahlgreni* при дефиците кислорода обнаружено увеличение содержания лактата, функция которого — перевод обмена на анаэробный (Sømme, Conradi-Larsen, 1977).

Ряд видов ногохвосток обитает на сильно засоленных почвах или в условиях литорали, постоянно испытывая влияние солевых растворов. Осморегуляция животных поддерживается при этом разными механизмами. У *Archisotoma pulchilla* обнаружено изменение концентрации гемолимфы вслед за изменением солености воды (Weigman, 1973).

pH среды. По сложившемуся в литературе мнению, pH среды слабо влияет на распределение ногохвосток и их жизнеспособность (Bellinger, 1954; Paclt, 1956). Коллемболы не подвергаются прямому воздействию кислых или щелочных почвенных растворов, так как обладают воздушным дыханием и гидрофобной кутикулой. Однако некоторые данные свидетельствуют о снижении плодовитости самок при низких значениях pH (Hutson, 1978). Наблюдения в экосистемах, подвергаемых влиянию кислых дождей, показывают, что население почвенных ногохвосток сильно реагирует на эту форму загрязнения среды. По исследованиям Хэгвара (Hågvar, 1984), эксперименты в хвойных лесах Норвегии как с дождеванием растворами серной кислоты, так и с известкованием, достоверно влияли и на численность большинства видов. При этом выявляются как слабо чувствительные, так и индифферентные формы. Кислые дожди увеличивали, например, обилие *Mesaphorura yosii*, *Micrapurida pygmaea*, *Willemia aneophthalma*. Для этих видов оптимальными были значения pH почвы ниже 4. Известкование, напротив, угнетало их численность, но положительно сказывалось на популяциях *Isotoma notabilis*.

По мнению Хэгвара, связи с pH почвы у коллембол косвенные. Наиболее вероятной гипотезой автор считает изменение конкурентной способности видов при сдвигах реакции среды. Коллемболы — слабые индикаторы непосредственных значений pH, но население их быстро реагирует на интегральные изменения микробиологической обстановки в лесной подстилке, вызываемые кислыми дождями. Сходные данные получены и другими исследователями.

ПИТАНИЕ КОЛЛЕМБОЛ

Трофические связи. В кишечниках коллембол обнаруживают обрывки разлагающихся тканей растений, почвенный детрит, часто вместе с минеральными частицами, споры и гифы грибов, зеленые водоросли, пыльцу, остатки животного происхождения (см. обзор: Стриганова, 1980). Показано также питание ногохвосток бактериальными пленками, нектаром цветов и для отдельных видов — возможность использования мягких тканей живых растений. Из имеющихся сведений следует предполагать широкую всеядность коллембол с преобладающим потреблением грибного мицелия.

Содержание их кишечника значительно меняется в зависимости от сезона и возраста особей. Пищевые спектры могут перекрываться у совместно обитающих видов и значительно различаться в пределах одного и того же вида в разных биотопах.

Вместе с тем пищевые режимы отдельных видов зависят от строения их ротового аппарата и принадлежности к жизненной форме, адаптированной к определенным ярусам обитания.

На основании электронно-микроскопического анализа содержимого кишечника и фекалий французский исследователь Ванье (Vannier, 1979) сделал вывод о расхождении

пищевых потребностей у представителей разных ярусов. Среди поверхностно-подстильных форм много непосредственных потребителей размягченного опада, пыльцы, напочвенных водорослей. У обитателей минерализованных слоев преобладает микробная детритофагия. У видов с наземным и почвенным образом жизни обнаружены различия в строении кишечного эпителия (Семенова, 1973).

Колюще-сосущий аппарат *Neanuridae* и *Odontellidae* предопределяет потребление разжиженной пищи — некрофагию, высасывание миксомицетов, грибных гиф, гниющего растительного материала. Некоторые виды, как, например, *Friesia mirabilis*, считаются специализированными потребителями яиц мелких беспозвоночных.

Виды с грызущим ротовым аппаратом способны потреблять плотную пищу. Среди них есть истинные сапрофаги, которые могут выгрызать мягкие участки разлагающихся тканей растений и скелетировать листовые пластинки. Опад растений заселяется ногохвостками в основном после того, как подвергнется частичной обработке подстилочной микрофлорой (Schaller, 1950; Dunger, 1956). Используя не только живую микрофлору, но и продукты грибного и бактериального разложения опада, коллемболы находятся в тесной трофической связи с микроорганизмами, населяющими почву и подстилку.

Пищевые преферендумы разных видов коллембол проявляются достаточно четко при лабораторном содержании их с предъявлением набора кормов (Farahat, 1966; MacMillan, 1986 и др.). Мицелий грибов также поедается выборочно. Например, *Folsomia candida* предпочитает в значительно большей степени *Mucor*, чем *Penicillium* и *Trichoderma* (Варшав, 1985). *Hypogastrura tullbergi* из 43 видов гифомицетов и актиномицетов выбирала в основном 4 — *Alternaria alternaria*, *Cladosporium cladosporioides*, *Bipolaris tetramera*, *Sporotrichum cornis* (Mills, Sinha, 1971) —

Лабораторные эксперименты по большей части не отражают реальных трофических связей видов в природе. Косвенно об этом можно судить на основании оценки скорости метаболизма. У *Tomocerus flavescens* пищевые преферендумы в лаборатории сильно изменяют величину дыхательной активности по сравнению с естественными условиями питания (Knight, Angel, 1967).

Качество корма заметно влияет на скорость роста, частоту линек, количество и жизнеспособность яиц и потомства (Booth, Anderson, 1979; Visser et al., 1981).

Характер переработки пищи. Микроскопические исследования показывают, что опорные и эпидермальные ткани растений почти не перерабатываются в кишечнике коллембол. У них обнаружена высокая активность карбогидраз, позволяющих усваивать растворимые сахара — амилазы, мальтазы, сахаразы и др., и не найдено собственных ферментов для разложения сложных полисахаридов, таких как целлюлоза, пектин и др. (Zinkler, 1971). Однако способность коллембол гидролизовать клетчатку доказана в экспериментах с содержанием их на целлюлозных фильтрах (Törne, 1967). Предполагается, что она утилизируется животными с помощью симбиотических микроорганизмов. У некоторых *Onychiurus* найдена целлюбиаза, расщепляющая промежуточные продукты распада целлюлозы, обусловленного микробиальной активностью. В экскрементах многих видов коллембол клетчатки не обнаруживается вследствие глубокой минерализации (Стриганова, 1980).

Коллемболы обладают также высокой трегалазной и хитиназной активностью, позволяющей им усваивать гифы и даже споры грибов. В их желудочном тракте обнаружены также симбиотические бактерии *Bacillus* sp., расщепляющие хитин. Резкое снижение жизнеспособности спор в экскрементах коллембол показано в специальных наблюдениях (van der Drift, 1965; Cérvek, 1971).

В кишечниках ногохвосток сильно повышается содержание аммонифицирующих микроорганизмов и олигонитрофилов, принимающих участие в разложении белковой пищи (Козловская, 1980а).

Часть захваченных с пищей микроорганизмов лизируется в кишечнике, другая часть проходит через него транзитом и выбрасывается с экскрементами.

Свежие экскременты коллембол вследствие высокой энзиматической активности (Nosek, Ambroz, 1964) и обогащенности разнообразной микрофлорой (Козловская,

1980б) активизируют процессы ресинтеза органических веществ, лежащих в основе гумификации.

Влияние на почвообразовательный процесс. На основании данных о взаимоотношениях с почвенной микрофлорой Л. К. Козловская (1980б) отнесла коллембол к группе прогумусообразователей. Были получены прямые экспериментальные подтверждения, что присутствие ногохвосток заметно влияет на процессы синтеза гумусовых веществ в разлагающейся соломе (Naglitsch, Grabert, 1968). Ю. В. Симонов (1984) показал, что участие коллембол в разложении смешанного листового опада в лабораторных условиях повышает общее количество гумусовых веществ. В составе образовавшегося гумуса в 1,5—2 раза возрастает доля гуминовых кислот и увеличиваются показатели их конденсированности. Масштабы влияния на эти процессы разных видов коллембол совпадают.

Стимуляция ногохвостками гумусообразования осуществляется, по всей видимости, через сложные связи с микрофлорой. Предполагавшаяся роль коллембол в регуляции активности разных групп микроорганизмов получает в последние годы экспериментальное подтверждение. Питаясь грибами, коллемболы обновляют и омолаживают мицелий, стимулируя ростовые процессы (van der Drift, Jansen, 1977). Зарегистрировано усиленное по сравнению с контролем выделение CO_2 из почвы в присутствии коллембол при невысоком собственном их вкладе в дыхание сообщества (Addison, Parkinson, 1978).

В дальнейших экспериментах было доказано, что питание коллембол может как ускорять, так и замедлять дыхание сообщества микроорганизмов, так как оно способствует поддержанию определенного соотношения между бактериями и грибами (Naplon, Andersen, 1979; Симонов, 1984).

Экскременты коллембол сохраняют устойчивость и составляют основную массу гумифицированного органического материала в пленочных почвах.

Количественную оценку трофической деятельности коллембол проводят разными методами. Свободные экстраполяции, основанные на расчетах объема пищевого комка и частоты заполнения кишечника, дают результаты в несколько кубических сантиметров на квадратный метр в год в зависимости от принятой численности (Soudek, 1928; Schaller, 1950; Brauns, 1968). Объем субстрата, проходящего за сутки через кишечник *Folsomia quadrioculata*, кормящейся на опаде при 18° С, рассчитан как 0,049 мм³ (Dunger, 1964), а у *Onychiurus armatus*, питавшегося мицелием — 0,07 мм³ (Witcamp, 1960). Эти оценки трудно перевести в весовые, по приблизительным расчетам они должны соответствовать десяткам микрограмм на особь.

Измерения суточного рациона с помощью радиоактивной метки приводят к результатам примерно на порядок ниже. Потребление почвенного детрита оценено в 18 мкг на особь (Kowal, Crossley, 1971). При экстраполяции это дает 9,1 мг/м² в сутки и соответствует 0,5% запаса подстилки в лесу. Н. С. Панниковым и Ю. В. Симоновым (1986) получены цифры 9—14 мкг/особь за сутки при содержании коллембол на меченном по углероду опаде.

Коллемболы способны обменивать за сутки до 20% углерода тела. Средние показатели их пищевой активности оказываются почти вдвое выше, чем у орибатид. Потребление пищи за день составляет около половины биомассы популяции. Усвояемость достаточно высока — около трети (26—39%) поглощенного органического материала. Данные, приводимые разными авторами, использовавшими радиоизотопный метод, согласуются между собой.

Энергетические расчеты, основанные на оценке численности и интенсивности метаболизма конкретных видов, участвующих в утилизации разлагающихся субстратов, приводят к выводам, что поток энергии через популяции коллембол не превышает 1—2% от общих запасов ее в опаде (Persson, Lohm, 1977; Кузнецова, 1982). Однако получены и более высокие показатели, как, например, для разлагающейся в почве зеленой массы клевера (Uvarov, 1982). Эти различия вполне закономерны. На клевере ногохвостки, очевидно, ведут себя преимущественно как консументы первого порядка,

а на опад — второго, предпочитая микрофлору. Всеядность коллембол и способность занимать разные трофические уровни в цепях питания могут быть причиной большого разброса в энергетических оценках их роли при разложении разных органических материалов.

Опыты с изоляцией опада от разных групп почвенного населения (Edwards, Heath, 1963; Witcamp, Crossley, 1966; Алейникова и др., 1975; Uvarov, 1982) свидетельствуют, однако, что ускорение разложения органических остатков в присутствии микроартропод (в том числе и коллембол) может достигать десятков процентов, т. е. намного превышает собственный вклад коллембол в энергетику системы благодаря влиянию их на ход микробиологических процессов. Масштабы этого ускорения могут быть разными, т. е. процесс может ускоряться или даже замедляться в зависимости от условий разложения и качества органического материала.

Может считаться практически установленным, что интегральная роль коллембол в почвообразовательных процессах заключается преимущественно в регулировании состава и активности микроорганизмов, во влиянии на ход разложения органических веществ в сторону усиления их гумификации, в изменении качества образующихся гуминовых кислот. Механизмы этого влияния подлежат еще дальнейшей расшифровке.

Межвидовая конкуренция. Влияние межвидовой конкуренции на размножение коллембол впервые изучалось Христиансенем (Christiansen, 1967) в опытах с попарным культивированием на дрожжах одиннадцати видов в течение трех лет. В большинстве случаев один вид становился доминирующим по численности и подавлял размножение другого или полностью вытеснял его из культуры. Другой вариант полученных результатов — переменное доминирование видов, кончавшееся вытеснением или угнетением первоначального доминанта.

Полученные результаты не были следствием недостатка корма или переуплотнения культур. Автором сделан вывод об ингибировании одними видами размножения других. Были исследованы также возможные механизмы конкурентного исключения. Наиболее часто у подавляемого вида замедлялась или задерживалась откладка яиц.

Бликие виды коллембол редко встречаются в пределах одного локального местообитания или же при этом регистрируется достаточно явное разделение экологических ниш. Среди них обнаруживается специализация по биотопам, горизонтам подстилки и другим неоднородностям среды (Rusek, 1979; Leinaas, 1980; Leinaas, Fjellberg, 1985; и др.).

В целом особенности межвидовой конкуренции у коллембол и, в частности, ее количественные показатели и механизмы изучены недостаточно.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Возрастной состав. Определение возраста у коллембол чаще всего проводят на основе размеров тела или отдельных его частей (головной капсулы, четвертого членика усиков и т. п.), поскольку рост животных практически не прекращается в течение всей жизни, хотя и замедляется на поздних этапах. Разграничить ювенильные и взрослые формы можно также на основании морфологии генитального поля.

Специфика размножения коллембол, связанная с растянутостью сроков откладки яиц в течение ряда межлиночных периодов, является биологической основой разновозрастности популяций. Синхронизация развития происходит редко, при этом чаще определяется внешними факторами.

У большинства ногохвосток жизненный цикл изменчив и не фиксирован строго в годовом периоде. Лишь у немногих видов, ведущих преимущественно наземный образ жизни, зарегистрированы механизмы, регулирующие время появления отдельных генераций, например, у *Sphaeridia pumilis* в Бельгии описано четкое изменение возрастной структуры популяций в течение года. Зимуют лишь яйца недиапаузирующего типа. Ранней весной появляется молодь, быстро достигающая половозрелости. Летом популяция снова состоит в основном из яиц, но диапаузирующего типа. Перекрывание

генераций и разновозрастность популяции отмечается лишь в конце весны и осенью (Blanquaert et al., 1982).

У видов без диапаузы популяции при моновольтинности также могут в отдельные временные отрезки года быть представлены лишь одной возрастной группой. При двух и более генерациях в году популяции практически постоянно разновозрастны. При благоприятных условиях гистограмма распределения особей по размерам одно- или многовершинна. При снижении температуры и замедлении темпов развития появляется разрыв между поколениями или более резкое преобладание отдельных возрастных групп. Обычно это выражается в бимодальности кривой размерного распределения. Такая разница в структуре популяций может отражать и биотопические различия, как это было найдено для *Isotoma notabilis* в листовом компосте и лесной подстилке (Чернова, 1977).

Соотношение появляющегося потомства и взрослой части популяции есть экологическая характеристика вида, отражающая «давление среды» — масштабы элиминации до достижения генеративного состояния. У коллембол возрастная пирамида стабильной популяции должна иметь широкое основание из-за высокого уровня смертности в природе. Ногохвостки поддерживают свою численность в основном за счет постоянного ее восполнения, т. е. «г-стратегии» по современным эволюционным классификациям. Долю молодых особей предложено использовать как «показатель редуции» популяций отдельных видов (Kaszmarek, 1976). Этот показатель отражает совместное влияние факторов, контролирующих плотность популяции, и различается в разных биотопических условиях. Таблицы выживаемости, составленные для разных видов, демонстрируют тот факт, что количество и распределение в жизненном цикле наиболее уязвимых периодов с повышенной смертностью видоспецифичны. У *Folsomia octoculata* обнаружен примерно постоянный уровень смертности в разных возрастных группах (Takeda, 1984). У *Lepidocyrtus lignorum* наиболее высокие показатели ювенильной смертности (Leinaas, Blecken, 1983). Для *Orchesella cincta* и *Tomocephalus minor* выявлено два критических периода: после появления из яиц и в период половой зрелости, когда усиливается локомоторная активность особей (van Straalen, 1985).

В динамике многих видов отмечается закономерная годовая цикличность. По приуроченности подъема численности популяций к определенным сезонам года ряд авторов выделяет фенологические группы видов. Например, в ельниках Подмоскovie выявлены четыре такие группы: весенне-летняя, летняя, летне-осенняя, осенне-зимняя (Кузнецова, Бабенко, 1984). Однако сезонная приуроченность численности может сильно сдвигаться в зависимости от погодно-климатических условий года и в разных частях ареала. По 11-летним регулярным наблюдениям в лесах Японии над динамикой популяций *Mesaphorura yosii* (у автора — *Tullbergia yosii*) и *Onychiurus decemsetosus* глубокопочвенные по жизненной форме виды не отличаются более стабильным ходом численности по сравнению с обитателями верхних слоев (Takeda, 1983). Предполагается, что в фазе роста популяции темпы его зависят от плотности, тогда как снижение численности плотностью не определяется. В популяциях *Folsomia candida* в условиях лабораторного содержания (Потапов, 1985) механизмы, тормозящие рост численности популяции, начинали проявляться только при чрезвычайно высоком уровне ее плотности, который вряд ли возможен в природных условиях.

НАСЕЛЕНИЕ КОЛЛЕМБОЛ

Видовая структура. Коллемболы формируют в почвах многовидовые сообщества, отражающие мозаику напочвенных и в первую очередь фитоценологических условий. Однако население ногохвосток не полностью подчиняется фитоценологическим границам (Nosek, 1967; Чернова, Чугунова, 1967).

Формирование группировок соответствует закону Тинемана: чем экстремальнее

условия биотопа, тем беднее в нем общий набор видов и тем выше может быть численность каждого отдельного вида.

Как правило, видовой состав коллембол сильно обеднен при нарушении аэробности среды, критических температурах, переувлажнении и других аномалиях хода разложения органического материала (Чернова, 1977). Маловидовые группировки складываются также на первых этапах почвообразовательного процесса, при начале экогенетических сукцессий на скалах (Стебаев, 1963), днищах высохших озер (Стебаева и др., 1984), на промышленных отвалах (Бабенко, 1984) и т. п.

В мезофитных условиях, особенно при наличии на поверхности почвы толстого слоя подстилки или моховой дернины, в биотопах одновременно обнаруживаются десятки видов ногохвосток.

В сообществах коллембол обычно выделяют видовое ядро — набор доминантов, определяющих основные количественные показатели группировки. Порог доминирования условен, обычно его принимают в 5 или 10% от общего обилия. Каждый биотоп характеризуется не только сиюминутным набором доминирующих форм, но и кругом потенциальных доминантов, так как сезонная и погодичная динамика условий может сильно менять количественные соотношения видов.

В стабильных сообществах среднегодовой и потенциальный круг массовых видов практически совпадает и составляет небольшую долю общего видового разнообразия в биотопе, в изменчивой среде многие виды группировки могут временно увеличивать свое относительное обилие (Чернова, 1982; Кузнецова, Бабенко, 1984). В навозных, компостных буртах и других скоплениях разлагающейся органики идет направленный процесс смены доминирующих видов коллембол (Tölgne, 1964; Чернова, 1966, 1977).

Ландшафтно-биотопическая дифференцировка. Сообщества коллембол, осваивая биотоп, во многих деталях своей структуры и динамики отражают особенности среды обитания.

Для разных типов зональной и вертикально-поясной растительности выявляются свои особенности биотопической дифференцировки населения коллембол.

В полярной пустыне мыса Челюскин (с ультрапессимальными условиями для животного населения почв) ногохвостки населяют щебнистые грунты и мохово-лишайниковые фрагменты растительности с высокой численностью (Чернов и др., 1979). Стациальные привязанности видов очень слабы. При резком обеднении видового состава формирование их группировок сводится к перетасовке одних и тех же видов, заселяющих с разной плотностью большой спектр биотопов и микробиотопов.

В арктической тундре начинают появляться некоторые различия в видовом наборе ногохвосток разных растительных сообществ и сильно выражается разница в составе микробиотопических группировок (Ананьева, Чернов, 1979). Еще южнее, в типичных тундрах, разница в биотопическом размещении видов усиливается. Начинают появляться специфические биотопические комплексы с более жесткой привязанностью к местообитаниям. Например, характерен комплекс видов щебнистых грунтов: *Tetracanthella wahlgreni*, *Nypogastrura tullbergi*, *Proisotoma* sp. Такой вид, как *Xenyllodes agmatius*, связан почти исключительно с ксероморфным дриадовым покровом.

В лесных почвах европейской части СССР обнаружена возможность типологии сообществ ногохвосток (Кузнецова, 1985). Для сходных ассоциаций хвойных лесов на всем протяжении от лесотундры до южной тайги выявлены сходные типы населения коллембол.

В экологических рядах биотопов, построенных по градиенту увлажнения (от сухих беломошников и брусничников до переувлажненных сфагновых ассоциаций), население коллембол меняется сходным образом как в ельниках, так и в сосняках. С отклонением от мезофитных условий (чернично-зеленомошные биотопы) сокращаются общая численность коллембол, доля почвенных видов в спектре жизненных форм, увеличивается неравномерность распределения и динамичность группировок. От наиболее су-

хих биотопов к влажным возрастает экологическое разнообразие видов по их гигро-преферендумам. Основные характеристики населения коллембол можно использовать в качестве индикатора ряда свойств лесных биотопов.

Общие закономерности ландшафтного распределения ногохвосток в степных и горных условиях Тувы, Алтая, Саян подробно рассмотрены С. К. Стебаевой (1963, 1973).

Характеризуя население разных биотопов в высотно-поясном распределении ногохвосток, С. К. Стебаева выделяет такие показатели, как видовой состав, средний уровень и сезонный ход численности, степень заселенности разных почвенных слоев, экологический состав видов по их ландшафтно-биотопической приуроченности, спектр жизненных форм, их вертикальное размещение, а также микростациальное распределение. Общий набор этих показателей дает достаточно полную картину связи сообществ ногохвосток с экологическими особенностями среды обитания. В горах Тувы и Алтая обнаружена четкая вертикально-поясная дифференциация населения ногохвосток. По численности и набору жизненных форм выделены высокогорья и верхняя часть подгорных равнин. Прослеживается сокращение видового разнообразия в горах по мере приближения к их подножью, а в котловинах — к их дну, что связано с аридизацией ландшафтов. Экологический спектр ногохвосток сухих плакорных степей котловин крайне беден.

В аридных ландшафтах с высоким биотопическим разнообразием и контрастными условиями влажности почв степень дифференцировки сообществ коллембол очень высока. Однако население коллембол полупустынных и пустынных районов изучено крайне слабо, так же как и черноземных областей страны, обширных лесных территорий Западной и Восточной Сибири, многих горных районов.

Распределение в почвенном профиле. Жизненные формы коллембол отражают выработанную в процессе эволюции систему морфологических адаптаций к обитанию в определенных слоях подстилки и почвы. Однако многие виды способны существовать в разных ярусах, в результате чего население отдельных горизонтов включает представителей разных жизненных форм. Вертикальное размещение ногохвосток осложнено также миграциями по их почвенному профилю, масштабы которых, очевидно, очень различны в разных условиях и для разных видов.

Зона обитания ногохвосток в почвенном профиле может варьировать от немногих сантиметров в переувлажненных и холодных местообитаниях до метра и более в структурированных теплых почвах с мощным гумусовым горизонтом. Эти границы также могут суживаться и расширяться в зависимости от сезонов года и в многолетней погодичной динамике.

Стратификация населения коллембол лучше всего изучена в лесных почвах, где она зависит, прежде всего, от толщины подстилки и порозности верхних минерализованных слоев почвы. В лесах с мощным слоем подстилки практически все население коллембол бывает сосредоточено в этом горизонте.

В пределах населяемой зоны обычно сохраняется среднестатистическое соотношение распределения видов, относимых к разным жизненным формам. По исследованиям в сосновых лесах Японии каждый сантиметровой слой подстилки характеризуется своим набором наиболее многочисленных видов (Takeda, 1978). Весь спектр жизненных форм — от напочвенных и верхнеподстилочных до глубокопочвенных — распределен в пространстве глубиной 3 см. По материалам из хвойных лесов Норвегии, лишь у двух видов — *Isotomiella minor* и *Micranurida rugosa* в слоях глубже 3 см регистрируется более половины популяций, остальные предпочитают верхние слои (Nagvag, 1983).

Противоположный вариант освоения коллемболами почвенного профиля зарегистрирован, например, в черноземах под байрачными лесами Украины, где некоторые типично почвенные формы обнаружены лишь в слоях глубже 20 см, тогда как гемиздафические преобладают в верхних 10 см (Второв, 1988).

Учет населения ногохвосток по генетическим подгоризонтам подстилки показывает четкое предпочтение их разными видами (Чернова, 1977; Кузнецова, 1983).

В засушливые периоды все население коллембол смещается вглубь, но на небольшое расстояние. Крутые градиенты температуры и влажности почвенного воздуха обеспечивают уход из летальной зоны уже через 2—3 см.

В разных почвах последовательный ряд жизненных форм вслед за изменением погодных условий как бы «сжимается» или «растягивается» по вертикали, сохраняя в большинстве случаев соотносительное распределение видов. Эти закономерности сугубо статистические. Возможны и инверсии, нарушения указанного ряда, особенно при массовых подъемах глубокопочвенных форм к поверхности в период паводка или других флуктуациях гидротермического режима. Многие атмобионтные и верхнеподстилочные виды (такие, как *Entomobrya nivalis*, *Isotoma viridis* и др.) откладывают яйца в нижних слоях подстилки и почве, и подрастающая молодежь совершает затем закономерные передвижения вверх, выходя на деревья или травянистые растения.

Перераспределение в почвенном профиле происходит также за счет дифференциальной смертности населения разных слоев (Takeda, 1978). Соотношения этих процессов детально не изучены. Некоторые авторы описывают регулярные изменения численности коллембол в течение суток в верхних слоях почвы, что следует относить исключительно за счет миграционных процессов (Motta, Petralio, 1979). Вместе с тем показано, что уход *Isotomidae* в нижние слои начинается лишь при влажности почвы, приближающейся к точке завядания растений, что редко бывает в лесных биотопах (Vannier, 1970).

Во всех случаях вертикальное распределение ногохвосток тонко соответствует структуре и водно-воздушному режиму почв и очень отзывчиво на их изменения под влиянием любых факторов. Население коллембол поэтому может служить четким индикатором почвенных условий, отвечая на начавшиеся направленные изменения задолго до реакции растительного покрова.

Микростацональное распределение. В микробиотопическом распределении ногохвосток часто бывает выражена значительная мозаичность. Коллемболы склонны к образованию микроагрегаций даже в однородных условиях, что в первую очередь должно быть связано с особенностями их размножения — разными модификациями наружного оплодотворения. Способность образовывать скопления видоспецифична (Christiansen, 1970). Для менее подвижных форм агрегированность повышает вероятность встречи полов. Склонность к агрегациям обнаружена и у видов с партеногенетическим развитием. По мнению Терне (Tögne, 1974), кроме обеспечения оплодотворения, скопления дают возможность ногохвосткам обеспечивать благоприятную микробиологическую среду через питание и дефекацию животных. Менее устойчивые к высыханию виды более склонны к образованию скоплений (Joosse, 1971). Агрегации особенно часты в период линек или размножения, когда чувствительность к сухости возрастает. Рост численности вида при прочих равных условиях может привести как к усилению агрегированности, так и к рассредоточению особей в пространстве. Для каждого вида существует, очевидно, свой диапазон плотности населения, при котором способность к образованию скоплений проявляется наиболее четко (Чернова, Чугунова, 1967).

У некоторых видов, как, например, *Orchesella cincta*, обнаружены феромоны агрегации. Экстракты, нанесенные на фильтровальную бумагу, привлекают живых особей, образующих в этих местах скопления (Mertens et al., 1979).

Другая группа факторов, влияющая на микрораспределение ногохвосток, — внешние особенности среды обитания. Внутренняя мозаика биотопа четко отражается в структуре населения коллембол. Это особенно наглядно проявляется в экстремальных климатических условиях. В арктических тундрах население коллембол представляет пеструю мозаику микрогруппировок, приуроченных к пятнам голого грунта, ложбинкам, мелким куртинам мхов, лишайников и кустарников (Чернов, 1978). В степных и аридных районах с несомкнутым растительным покровом отдельные растения играют роль центров, локусов средоточения ногохвосток в горизонтальном распределении их населения (Стебаев и др., 1968; Стебаева, 1973; Терешкова, Смелова, 1977). Крупнодерновинные злаки, по-

лыни, подушковидные растения создают в степи благоприятные микроклиматические условия и постоянные места скопления растительного опада. В поддержании высокой численности многих видов ногохвосток в сухих открытых ландшафтах велика роль многочисленных муравейников. По С. К. Стебаевой (19756, 1982), сообщества коллембол, заселяющие гнезда лесных и степных видов в Туве и Западной Сибири, образуют не за счет специализированных мирмекофильных форм, а из видов, обычных в окружающем ландшафте.

Неоднородность населения коллембол в пределах лесного фитоценоза связана с влиянием комлей деревьев на распределение подстилки, ее влажность, затененность и т. п. (Poole, 1964; Стебаева, 1971; Чернова, 1977, 1984). Вместе с тем размещению населения ногохвосток в лесных подстилках свойственна высокая динамичность. В сухие периоды все виды концентрируются на участках с более стабильным режимом, какими являются, прежде всего, прикомлевые пространства. Эти участки становятся таким образом своеобразными «станциями переживания» ногохвосток. Но и при рассредоточении населения в подстилке размещение коллембол по площади достаточно упорядоченно и связано с расстоянием от комлей деревьев.

Динамика населения. Сообщества коллембол очень динамичны, быстро реагируют на изменения среды. В стабильных биотопах эта динамика выражается во флуктуациях, обусловленных сменой сезонных и погодных условий и в меньшей степени — жизненными циклами видов. В меняющейся среде возникают сукцессии — направленные изменения самих группировок.

Флуктуации сообщества ногохвосток подробно изучены в ельнике зеленомошном в Подмоскowie (Кузнецова, Бабенко, 1984). В группировке из 72 видов три (*Isotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Folsomia fimetarioides*) на протяжении всех четырех лет исследования занимали положение абсолютных доминантов. Кратковременные или более длительные периоды возрастания обилия зарегистрированы еще для ряда видов, но почти две трети форм не играли заметной роли в сообществе. Сезонные колебания численности отличались широким размахом (в десятки раз). В течение года регистрировались более или менее регулярные подъемы общего обилия — ранневесенний, летний и предзимний. Закономерно изменялась также заселенность разных слоев в течение года, что специально исследовалось и рядом других авторов (Prat, Massoud, 1981). Таким образом, флуктуации проявляются в колебаниях абсолютного и относительного обилия небольшого круга видов с постоянным или попеременным их доминированием. Выдвинуто предположение о важной роли конкурентных отношений в этих процессах (Второв, Мартынова, 1974). Связь флуктуаций сообщества коллембол с сезонными условиями продемонстрирована во многих исследованиях. Не менее важную роль играет также и связанная с сезонами года ритмика поступления на почву растительного опада (Kaczmarek, 1963).

В менее стабильных биотопах флуктуации затрагивают более значительную долю видов, и динамика сообщества может приближаться внешне к хаотической или принимать характер многолетних циклов. Такая картина отмечена в пахотных почвах (Чернова, 1981; Прохорова, Чернова, 1984).

Сукцессии населения коллембол протекают в любых скоплениях органических остатков, разлагающихся в аэробной среде.

Установлено, что для отдельных стадий разложения навоза, компостов и т. п. материалов характерны определенные наборы доминантных видов коллембол, в результате чего их население может служить четким биоиндикатором состояния разлагающегося субстрата (Tögne, 1962; Чернова, 1966; Huhta et al., 1979). В лесной подстилке сукцессии протекают в каждой конкретной порции опада по мере погружения ее вглубь; таким образом стратификация населения в почвенном профиле отражает этапы разложения лесной подстилки (Чернова, 1977).

На первых этапах разложения различных по происхождению органических остатков их населяют группировки коллембол, сильно различающиеся по видовому составу и численности. Так, для навоза и зеленой массы бобовых характерно массовое размно-

жение сем. Hypogastruridae, тогда как пионерами заселения лесного опада являются виды Entomobrya, Orchesella и др. В конце же периода разложения во всех субстратах преобладают виды почвенной жизненной формы — родов Onychiurus, Mesaphorura, непигментированные Isotomidae и др. В сильно минерализованных, гумусированных субстратах динамика населения переходит почти целиком в циклическую, сезонную.

В макросукцессиях, при сменах фитоценозов, сообщества коллембол также направлены изменяются вслед за преобразованием напочвенного покрова и состоянием почв (Kaszmarek, 1963). Особенно ярко эти изменения проявляются при сравнении сообществ на ранних этапах первичного почвообразовательного процесса на скалах, дюнах, днищах высохших озер и т. п. (Стебаев, 1963; Стебаева и др., 1984). Сукцессии идут в направлении расширения спектра жизненных форм, увеличения доли подстилочно-почвенных и почвенных видов. Глубокопочвенные формы появляются лишь на самых поздних этапах развития почвенного профиля.

Антропогенные изменения группировок коллембол. Коллемболы — одна из немногих групп микроартропод, сохраняющих высокую численность и видовое разнообразие в пахотных почвах. При этом структура их группировок сильно изменена по сравнению с населением естественных лугов и пастбищ: резко уменьшена доля гемизафических, особенно верхнеподстилочных видов, круг атмобионтов также сужен, преобладают почвенные и нижнеподстилочные формы. Население более равномерно распределено по толще почвы до глубины пахотного горизонта.

В агроценозах для комплекса ногохвосток характерна олигодоминантность и резкие смены состава массовых видов. Смены культур, внесение удобрений, ядохимикатов, вспашка, прополка и т. п. мероприятия постоянно меняют соотношения между видами и общий уровень численности. Для пахотных почв характерны также значительные колебания плотности населения коллембол по годам в зависимости от метеорологических факторов. Годовые изменения по амплитуде колебания значительно шире, чем в естественных ценозах.

Население коллембол положительно реагирует на внесение в почву любых органических удобрений, которые стимулируют размножение многих видов и вызывают в почве быстро идущие сукцессии. Органические материалы, обогащенные азотом, вызывают вспышку численности Hypogastrura, Pseudosinella и других «компостных» видов, а солоmistые остатки в массе заселяются непигментированными Isotomidae и Onychiuridae. В оптимальных условиях обилие ногохвосток в порциях органических удобрений в пахотной почве может достигать предельных величин — до 1200 особей на 1 г сухого веса (Чернова, 1977).

Минеральные удобрения вызывают меньшие сдвиги в составе населения коллембол по сравнению с органическими (Утробина, 1968; Артемьева, 1969; Сукацкене, 1974; Алейникова, 1975). Этот эффект в значительной степени зависит от погодных условий (Капин, 1984). Размах погодной динамики может в отдельные сроки перекрывать различия, вызванные применением удобрений, чем объясняется противоречивость данных разных авторов. В отдельные годы НРК способствует увеличению численности, биомассы и видового разнообразия коллембол не в меньшей степени, чем внесение навоза. На дерново-подзолистых почвах удобрения с азотом сильнее стимулируют развитие комплекса коллембол по сравнению с безазотистыми фосфорно-калийными, причем степень воздействия определяется также формой азотного удобрения (Капин, 1984). Повышение норм минеральных удобрений сначала последовательно увеличивает обилие ногохвосток, но при высоких дозах (которые все чаще применяют в современном сельском хозяйстве) начинает угнетать их население (Блинников, 1983).

В целом общие закономерности и многие детали влияния химизации почвы на сообщества коллембол еще недостаточно ясны. Для биологической индикации состояния пахотных почв особенно важно, что общая численность почвенных ногохвосток, как правило, имеет те же тенденции изменения, что и урожайность сельскохозяйственных культур (Блинников и др., 1982; Капин, 1984).

Влияние на коллембол разных форм пестицидов — малоизученный вопрос. Выявлено,

что отдельные виды различно реагируют на обработку почвы ядохимикатами. Например, ряд Hypogastruridae, оказался довольно устойчив к гексахлорциклогексану (ГХЦГ), тогда как многие Onychiurus, Tullbergia, Isotoma, Folsomia крайне чувствительны к нему (Karg, 1961). По реакции ногохвосток на диазонин их можно использовать для индикации даже следов этого ядохимиката в почве (Зинченко, Вяткина, 1973). Обнаружена высокая чувствительность поверхностнообитающих Sminthuridae и Entomobryidae к алдикарбу и линдену (Gregoire-Wibo, 1980).

Многие инсектициды в умеренных дозах вызывают лишь кратковременное снижение численности коллембол, вслед за которым часто отмечают их усиленное размножение. Предполагаемый механизм этого явления — гибель естественных врагов ногохвосток, снимающая ограничения с роста популяций (Karg, 1964). Повышенные дозы фосфорорганических инсектицидов длительное время оказывают отрицательное влияние на коллембол (Сукацкене, 1982).

Ряд видов коллембол способен концентрировать из пищи ДДТ и переводить его в другие соединения (Butcher et al., 1971). Возможно, что коллемболы являются существенным фактором биологического очищения почвы от некоторых видов пестицидов, но этот вопрос практически не изучен.

Влияние гербицидов на ногохвосток пахотных почв менее очевидно по сравнению с инсектицидами (Сукацкене, 1982; Moore et al., 1984). Предполагается, что эти влияния косвенные, через изменение растительного покрова. Однако в лабораторных опытах по питанию ногохвосток разные виды гербицидов отрицательно влияли на их жизненные циклы (Eijsackers, 1978; Ulber, 1979).

Установлено, что коллемболы проявляют потенциальную устойчивость к загрязнению почвы тяжелыми металлами (Joosse, Verhoef, 1983). Однако в опытах по кормлению Onychiurus armatus грибами с повышенным содержанием меди и свинца обнаружено, что даже при низких концентрациях металлов заметно падает выживаемость во втором и третьем поколениях. Регистрируются все признаки вымирания популяций — снижение яйцепродукции, задержка полового созревания и т. п.

Нефтяные загрязнения элиминируют население коллембол в первые же дни (Утробина и др., 1984). Восстановление комплекса коллембол на загрязненных участках происходит очень медленно, через 7—8 лет они еще не достигают контрольного уровня даже по численности.

Столь же мощным фактором, нарушающим жизнь почвенного сообщества, является механическое уплотнение почв. Коллемболы являются хорошей индикаторной группой для оценки степени нарушения лесных почв при рекреации (Юрьева, 1977). В лесах Подмосковья даже умеренная рекреация сокращает обилие коллембол в несколько раз. Резко усиливается также естественная неравномерность их распределения. На локально выбитых участках восстановление населения требует не менее пяти лет, на больших площадках — более длительных сроков.

Полное уничтожение почвенного населения происходит при крупном перемещении грунтов в результате строительства, прокладки дорог, выработки карьеров и шахт, при добыче полезных ископаемых. На рекультивируемых территориях заново начинаются процессы почвообразования, сходные с первичными. Коллемболы являются одной из первых групп животных, заселяющих безжизненные грунты и дающих начало формированию пионерных сообществ (Dunger, 1968; Бабенко, 1984; Стебаева, 1985). Протекающие сукцессии начинаются с заселения грунтов поверхностными формами. Отличительные особенности этих сукцессий — быстрое развитие комплекса форм, относящихся к обитателям минеральных слоев почвы, и господство этих видов. Характер сложения и динамика населения ногохвосток могут служить надежным индикатором хода восстановительных процессов на нарушенных территориях.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

(Сост. М. Б. Потапов)

Методы сбора, количественного учета мелких почвенных членистоногих (в том числе и коллембол), разные способы их экстракции проанализированы в ряде отечественных и зарубежных сборников (Progress in soil zoology, 1962; Methods of study in quantitative soil ecology..., 1971; Методы почвенно-зоологических исследований, 1975; Количественные методы в почвенной зоологии, 1987; и др.), в серии специальных статей (Petersen, Luxton, 1982; Чернова, 1984; и др.).

Мы подробнее остановимся на методах, непосредственно связанных с таксономической обработкой материала — фиксацией, хранением, просветлением, препарированием и т. д.

Фиксация. Традиционно используется этиловый спирт высоких концентраций (70—80%), при этом рекомендуется добавлять глицерин (1—2%), который сохраняет материал в случае случайного высыхания спирта в пробирке в процессе хранения (Christiansen, Bellinger, 1980—1981)¹. При попадании в этиловый спирт коллемболы благодаря гидрофобности кутикулы могут долгое время не смачиваться и плавать на поверхности. Й. Русек (Rusek, 1975) рекомендует перенести эти экземпляры в 96%-ный спирт, встряхнуть для большего контакта с жидкостью и прокипятить на водяной бане (5 мин). Возможно также быстро произвести кипячение в исходном сосуде (Christiansen, Bellinger, 1980—1981)¹. При этом особи оседают на дно. В тех же целях может быть использован этиловый эфир, который добавляется по каплям в пробирку с плавающими по поверхности спирта особями, после растекания эфира по поверхности спирта коллемболы тонут. Свойством осаждать коллембол обладает также смесь Гизина (Gisin, 1960) для фиксации, но она не пригодна для длительного хранения материала.

Хранение материала в пробирках, снятых из-под воронок Тульгрена, более года нежелательно из-за наличия в спирте примесей, экстрагированных из частиц почвы и подстилки.

Для фиксации удобно использовать укороченные химические пробирки или мелкие пенициллиновые флаконы. В качестве пробок предпочтительнее корковые (если резиновые, то от пенициллиновых флаконов, обычные резиновые пробки не пригодны, так как окрашивают этанол).

Хранение. Для длительного хранения экземпляры необходимо переместить в жидкость, не содержащую посторонних примесей. Традиционно хранение в 80—90%-ном этиловом спирте, иногда рекомендуют (Rusek, 1975) более высокую концентрацию (96%). Через несколько лет такого хранения экземпляры твердеют и становятся непрозрачными даже после просветления. Поэтому рекомендуют (Christiansen, Bellinger, 1980—1981) изопропиловый спирт или смесь Торне.

Обработка перед заливкой в препарат. Консервирующие жидкости в препарате частично ослабляют и изменяют пигмент коллембол. Но обычно для хорошей видимости объекта в проходящем свете специально применяют просветление, т. е. уничтожение или сильное ослабление гиподермального пигмента и растворение липидов на поверхности тела. Основной принятый реагент — 5—10%-ный раствор гидроксида калия (КОН). Просветление обычно проводят под бинокуляром, чаще всего по 10—20 экз. Особи переносятся из спирта в 5—10%-ный КОН, где по ходу просветления из темно-окрашенных они превращаются в красные, а затем в прозрачно-розовые или коричневые, липиды на поверхности тела исчезают. Затем материал переносится в свежий 5—10%-ный раствор фенола, где идет нейтрализация КОН и расправление объектов. Й. Русек (1975) использует хлоралфенол. Представляется возможным употребление в качестве переходной среды также воды или слабого водного раствора глицерина. Для

улучшения прозрачности объекта (можно после обработки КОН) используют также молочную или яблочную кислоту, в которой объект обычно медленно нагревают (не доводя до кипения). Между раствором КОН и кислотой необходима промежуточная жидкость. Й. Носек (Nosek, 1967) предлагает для просветления смесь Ессига без щелочи, в которой коллембол нагревают 30—60 мин при 50—60°C. Очень сильным реагентом является раствор гипохлорита натрия (держать не более 3—5 мин). Важно не передержать особей в просветляющем агенте, так как возможна мацерация покровов (искл. молочная и яблочная кислоты). Объекты, не нуждающиеся в просветлении, желательнее переносить из спирта в консервирующую среду через воду или предпочтительнее хлоралфенол.

В ходе просветления экземпляры обычно освобождаются от частиц почвы, застрявших на их поверхности. Но при необходимости можно поместить их в вязкий глицерин и перемещением иглой добиться очищения.

Заливка в препарат. Чистые и, если необходимо, просветленные экземпляры могут быть помещены в каплю консервирующей среды на предметном стекле. Предметные и покровные стекла должны быть чистыми, обезжиренными и сухими.

Временные препараты из незастывающих жидких сред удобны тем, что позволяют производить манипуляции с объектом в ходе определения (смесь Гизина; Gisin, 1960). Для этого ряд авторов (Gisin, 1960; Fjellberg, 1980) используют предметные стекла с лункой или со специальным отшлифованным углублением (производится с помощью сверла с наконечником в виде шарика из точильного камня). При наблюдении объекта под микроскопом можно, медленно сдвигая покровное стекло, придавать экземпляру коллемболы необходимое положение.

Основная специальная консервирующая среда для постоянных препаратов — жидкость Фора и близкая к ней жидкость Сванна. Однако через несколько лет начинается проникновение воздуха в препараты и материал становится недоступным для наблюдения. Этот процесс можно задержать на несколько десятков лет, применяя более густую консервирующую жидкость и оконтуривая покровные стекла долговечными сортами лаков или парафин-ланолином. Кроме специальных сред, можно использовать канадский бальзам и саедах (или другие искусственные смолы), но такие препараты менее пригодны для идентификации коллембол. Перед заливкой материала в эти долговечные среды особи помещаются на 1—5 мин в тетрагидрофуран (Nosek, 1967) или выдерживаются в абсолютном спирте. После изготовления препарата его просматривают под микроскопом, а затем осторожно перемещают покровное стекло препаратальной иглой и добиваются нужного положения экземпляра в препарате. При этом обычно экземпляры одного вида располагают в нескольких разных положениях. Часто необходимо перед заливкой провести расчленение тела коллемболы и приготовить очень тонкий препарат отдельной детали для иммерсионного микроскопирования. Он кладется под стекло меньшего размера и помещается справа. Иногда изготовленный препарат слегка прогревается на спиртовке для расправления покровов коллембол.

Из-за того что нижняя сторона объекта просматривается хуже верхней и недоступна для наблюдения в иммерсионный объектив, предложена схема (Rusek, 1975; Christiansen, Bellinger, 1980—1981) приготовления препарата между двумя покровными стеклами и крепления его на предметном стекле. Сушка препаратов со специальными средами производится в термостате при 40—50°C около недели, хотя они готовы для определения уже через 1—2 дня, так как к этому времени особи дополнительно просветляются в консервирующей среде и заметно раздуваются, покровное стекло не сдвигается с предметного. Полностью высушенные препараты окантовывают парафином или лаком. Для перезаливки материала препарат размачивается с помощью влажных ватных тампонов, которые накладываются по краю покровного стекла во влажной камере. Хранение препаратов производится при обычной температуре в достаточно сухом воздухе в горизонтальном положении. При высокой влажности происходит насыщение водой и вытекание консервирующей среды.

¹ Фиксация материала для изучения под сканирующим электронным микроскопом проводится в 96%-ном этиловом спирте без каких-либо добавок, особенно глицерина, который резко снижает качество снимков.

Poduromorpha. Большинство форм интенсивно окрашены, но характер распределения пигмента по телу обычно не имеет значения для идентификации, поэтому большая часть экземпляров определяемой серии может быть просветлена. Просветление проводят в максимальной степени, так как определение количества глазков не требует изучения распределения пигмента на глазном пятне. Бесцветные формы также обычно требуют просветления в щелочи, которая делает их более прозрачными и растворяет липиды. Лишь некоторые мелкие формы (*Willemia*, некоторые *Micranurida*) не требуют просветления. Хеты устойчивы к длительному действию нагретой яблочной кислоты. Для идентификации в большинстве случаев необходимо изучить ротовые органы (искл. *Opuchiuridae*), что требует расчленения головы (*Massoud*, 1967). У крупных видов (более 1 мм) голова отделяется от тела, рассекается по вентромедиальной линии и помещается в отдельный препарат. После заливки производят легкое нажатие на покровное стекло с наблюдением под бинокляром. Необходимо добиться раздвигания кутикулы на вентральной стороне и освобождения головки максиллы и мандибулы. Сильное нажатие может разрушить ротовые органы. Иногда внутренние ротовые органы извлекают из рассеченной головной капсулы и помещают в отдельный тонкий препарат, что позволяет использовать иммерсионные объективы. У более мелких видов голова не отделяется от тела, а лишь рассекается. Изучение строения усика у средних и мелких форм требует также применения иммерсионных объективов, для этого он может быть отделен от головы и помещен в отдельный тонкий препарат. Для хорошего наблюдения наружных ротовых органов в их естественном положении необходимо отделить голову и поместить на предметное стекло с лункой, в дальнейшем перемещением покровного стекла добиваются такого положения головы, при котором ротовое отверстие направлено вверх. Обычно требуется дорсо-вентральное положение животных в препарате, для просмотра прыгательной вилки и ПАО — латеральное.

Isotomidae. Некоторые формы интенсивно окрашены и требуют просветления. У хорошо просветленных особей большинства родов трудно установить точное количество глазков, так как кутикула гладкая и глазки слабо выступают над ее поверхностью, требуется изучение распределения пигмента на глазном пятне у непросветленных или неполностью просветленных особей. Бесцветные и слабо окрашенные формы обычно не требуют просветления. У многих видов при нагревании в яблочной кислоте выпадают хеты. У части родов необходимо отсечение и (или) рассечение головы для изучения ротовых органов (аналогично с *Poduromorpha*). Обычно требуется боковое положение особи в препарате. У форм с длинной прыгательной вилкой необходимо поместить последнюю в дорсо-вентральное положение, для этого она отделяется от тела или весь экземпляр целиком с подогнутой или расправленной прыгательной вилкой устанавливается в препарате в дорсо-вентральное положение.

Другие семейства Entomobryomorpha. При обработке просветляется не более половины экземпляров серии, так как в диагностике большинства форм имеет значение рисунок из полос и пятен пигмента на теле. В препарате необходимо дорсо-вентральное положение всех частей тела, для этого от тела отделяют голову, прыгательную вилку, вентральную трубку и иногда задние ноги, тело после этого лишено конечностей и легко может быть помещено дорсо-вентрально. Иногда удается установить в этом положении и нерасчлененную особь, при этом необходимо подогнуть прыгательную вилку для возможности наблюдения генитального поля. Для наблюдения наружных ротовых органов голова обычно слегка сплющивается и кладется на дорсальную поверхность. Изучение хетотаксии требует обычно хорошего просветления и применения фазово-контрастного устройства. По одному из методов (*Goto*, 1964; *Szeptycki*, 1979) коллембол перед заливкой помещают в хлоразол черный (*chlorazol black E*), при этом происходит улучшение видимости структуры покровов и выпадение всех хет (в дальнейшем хетотаксия изучается по расположению и форме щетинконосных пор).

Symphyleona. Для диагностики необходимы просветленные и непросветленные (для

изучения расположения пигмента на теле) особи. Часто отделяется голова, прыгательная вилка и аногенитальные сегменты брюшка. Аногенитальные сегменты или весь объект кладут дорсо-вентрально для просмотра хетотаксии анальных лопастей. Хетотаксия тела, ноги, вентральная трубка и зацепка изучаются обычно в боковом положении.

Специальное оборудование. Разбор проб производится (наиболее предпочтительно) на бумажных фильтрах, предварительно разлинованных; в часовых стеклах, мелких чашках Петри, или камере Богорова. Для помещения объектов в различные среды необходимы специальные, очень мелкие сосуды — толстые предметные стекла с глубокими лунками, очень мелкие чашки Петри или часовые стекла, для манипуляций и перемещений объектов используют специальные иглы — заостренные, загнутые на конце, расплющенные и загнутые на конце в виде лопатки, со специальным пучком волосков, приклеенных на конце, с петлей на конце; для рассечения объектов — препаровальные иглы с крючком или режущим краем на конце.

Рецепты приготовления жидкостей (даны по: *Gisin*, 1960; *Palissa*, 1964; *Nosek*, 1967; *Snider*, 1967; *Rusek*, 1975; *Christiansen*, *Bellinger*, 1980—1981).

Фиксирующие жидкости:

- 1) 70—80%-ный этиловый спирт (с добавлением 1—2% глицерина);
- 2) 70—95%-ный изопропиловый спирт;
- 3) смесь Торне: изопропиловый спирт — 1000 см³, ледяная уксусная кислота — 30 см³, 40%-ный формалин — 3 см³;
- 4) смесь Гизина: 95%-ный этиловый спирт — 75 см³, этиловый эфир — 25 см³, ледяная уксусная кислота — 3 см³, 40%-ный формалин — 0,3 см³.

Просветляющие жидкости:

- 1) 5—10%-ный раствор КОН (приготавливать мелкими порциями);
- 2) хлоралфенол (крист. фенол смешивают с хлоралгидратом, добавляют воду, через день жидкость (хлоралфенол) переливают в темный стеклянный сосуд);
- 3) смесь Ессига: молочная кислота 85%-ная — 20 ч., фенол (насыщенный раствор) — 2 ч., ледяная уксусная кислота — 4 ч., вода дистиллированная — 1 ч.;
- 4) молочная или яблочная кислота (для более мягкого действия иногда добавляется глицерин 1:1);
- 5) 5%-ный водный раствор гипохлорита натрия (хлорная известь);
- 6) смесь Марка Андре: вода дистиллированная — 30 см³, хлоралгидрат — 40 см³, ледяная уксусная кислота — 30 см³ (не требует промывки экземпляров перед помещением в жидкость Фора).

Консервирующие жидкости для заливки в препараты:

- 1) смесь Гизина: 8 см³ смеси (молочная кислота — 10 см³, глицерин — 2 см³, 40%-ный формалин — 0,4 см³) и 1 см³ глицерина, насыщенного пикриновой кислотой;
- 2) жидкость Фора: вода дистиллированная — 50 см³, хлоралгидрат — 200 г, глицерин — 40 см³, гуммиарабик — 30 г;
- 3) жидкость Сванна: а) вода дистиллированная — 20 см³, гуммиарабик — 15 г, хлоралгидрат — 50 г, глицерин — 5 см³, концентрированная уксусная кислота — 5 см³ (компоненты добавлять по мере растворения предыдущих, затем отфильтровать с помощью водяного насоса); б) вода дистиллированная — 20 г, хлоралгидрат — 60 г, гуммиарабик — 15 г, глюкоза — 3 г, ледяная уксусная кислота — 2 г;
- 4) поливинил лактофенол по Липовскому: 15%-ный водный раствор поливинила — 56 ч., фенол — 22 ч., молочная кислота — 22 ч.;
- 5) поливинилспиртлактофенол по Хайнзе: поливиниловый спирт — 10 г, 15%-ный раствор фенола — 25 см³, хлоралгидрат — 20 г, молочная кислота — 35 см³, глицерин — 10 см³, вода дистиллированная — 60—80 см³.

Оконтуривающие жидкости: парафин, парафин—линолин (безводный) (1:1), лаки.

Рекомендации к определению. Все определение проводится по экземплярам коллембол, залитых в препараты, с использованием светового микроскопа в проходящем свете (часто применяют фазово-контрастное устройство и иммерсионные среды). Под биноклярным микроскопом для отраженного света при наличии опыта распознаются лишь семейства и группы близких родов (для фиксированных и живых особей). Разработана методика определения пола у живых коллембол (*McMillan*, 1980).

Подавляющее число тез и диагнозов определителя приведено для половозрелых или ювенильных особей последних стадий, которые распознаются по генитальному полю; у первых генитальное отверстие открыто, у вторых оно закрыто, но более менее сформирована хетотаксия, характеризующая самца или самку (см. раздел: Морфология).

Однако у неподготовленных для определения экземпляров часто трудно разглядеть генитальную пластинку. Отличать (и не использовать в определении) ювенильных особей первых стадий можно по габитусу: обычно более крупная голова относительно тела, более бледная окраска и мелкие размеры относительно половозрелых особей. Определение желательнее проводить по нескольким экземплярам одного вида.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ, ПРИНЯТЫХ В ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫХ ТАБЛИЦАХ

АО	— антеннальный орган	м. б.	— может быть
апик.	— апикальный	отн.	— относительно
ан.	— анальный	отс.	— отсутствует
бр.	— брюшко, брюшной	проксим.	— проксимальный
б. м.	— более или менее	прыг. вилка	— прыгательная вилка
вентр.	— вентральный	ПАО	— постантеннальный орган
вентр. трубка	— вентральная трубка	рот.	— ротовой
внутр.	— внутренний	сегм.	— сегмент
гр.	— грудь, грудной	сенс.	— сенсорный
дист.	— дистальный	субапик.	— субапикальный
дорс.	— дорсальный	сублоб.	— сублобальный
задн.	— задняя, задний	тибиотарз.	— тибитотарзальный
искл.	— исключая	ус.	— усик
латер.	— латеральный	чл.	— членик

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Подотряды коллембол могут быть определены следующим образом:

1. Тело удлинненное (рис. 1, 1, 2), все сегм. гр. и бр. разделены, если слиты, то только 2—3 последних брюшных (рис. 30, 7) 2
— Тело округлое или шаровидное (рис. 1, 3), очень редко удлинненное (рис. 30, 6). В последнем случае II—V сегм. бр. слиты 3
2. Голова прогнатическая (рис. 21—24). I сегм. гр. не редуцирован, ясно виден сверху, дорс. с несколькими хетами (рис. 6, 1—3), прыг. вилка, если имеется, обычно короткая, не достигает вентр. трубки, денс не изогнут дуговидно и не кольчатый (рис. 16, 6—8) Poduromorpha
— Голова гипогнатическая (рис. 30, 3). Первый сегм. гр. не редуцирован, дорс. с хетами, прыг. вилка длинная (достигает в сложенном состоянии оснований 3-й пары ног), денс дуговидно изогнут, в дист. части ясно кольчатый (рис. 75) Metaxypleona
= Голова обычно прогнатическая, редко гипогнатическая (Actaletidae). I-сегм. гр. редуцирован, полностью или частично скрыт под II, дорс. без хет (рис. 6, 4; 25—28); прыг. вилка чаще длинная, реже частично или полностью редуцирована Entomobryomorpha
3. Ус. короче головы, около 1/2 ее длины (рис. 30, 4, 5). Сенсорные поля на голове и теле имеются (рис. 76, 13). Глаза, ПАО, трихоботрии и железы на бр. отс. Денс поделен на 2 сегм. (рис. 30, 4, 5) Neelipleona (часть, сем. Neelidae)
— Ус. длиннее или равны диагонали головы. Сенсорные поля на голове и теле отс. Глаза и трихоботрии всегда имеются. Денс цельный 4
4. Тело овальное, плоское (рис. 30, 6), II—V сегм. бр. слиты. С двумя железами между V и VI сегм. бр. латерально Neelipleona (часть, сем. Mackenziellidae)
— Тело шаровидное (рис. 29; 30, 1, 2). Сегм. гр. и первые 4 сегм. бр. полностью или частично слиты. ПАО отс., редко имеется в виде постантеннальной щетинки Symphypleona

ПОДОТРАД PODUROMORPHA

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА СЕМЕЙСТВ

1. Молярная пластинка на мандибулах имеется (рис. 11, 1, 3—5) (рот. аппарат грызущего типа) 2
— Мандибулы частично или полностью редуцированы, молярная пластинка отс. (рис. 11, 6—8) (рот. аппарат колюще-сосущего типа) 3
2. АО сложный, включает сенсорные и защитные структуры (рис. 41, 42). На теле, как правило, имеются ложные глазки (рис. 22); ПАО имеется; у большинства видов удлинненный, лопасти располагаются вдоль продольной линии (рис. 40). Глаза отс.

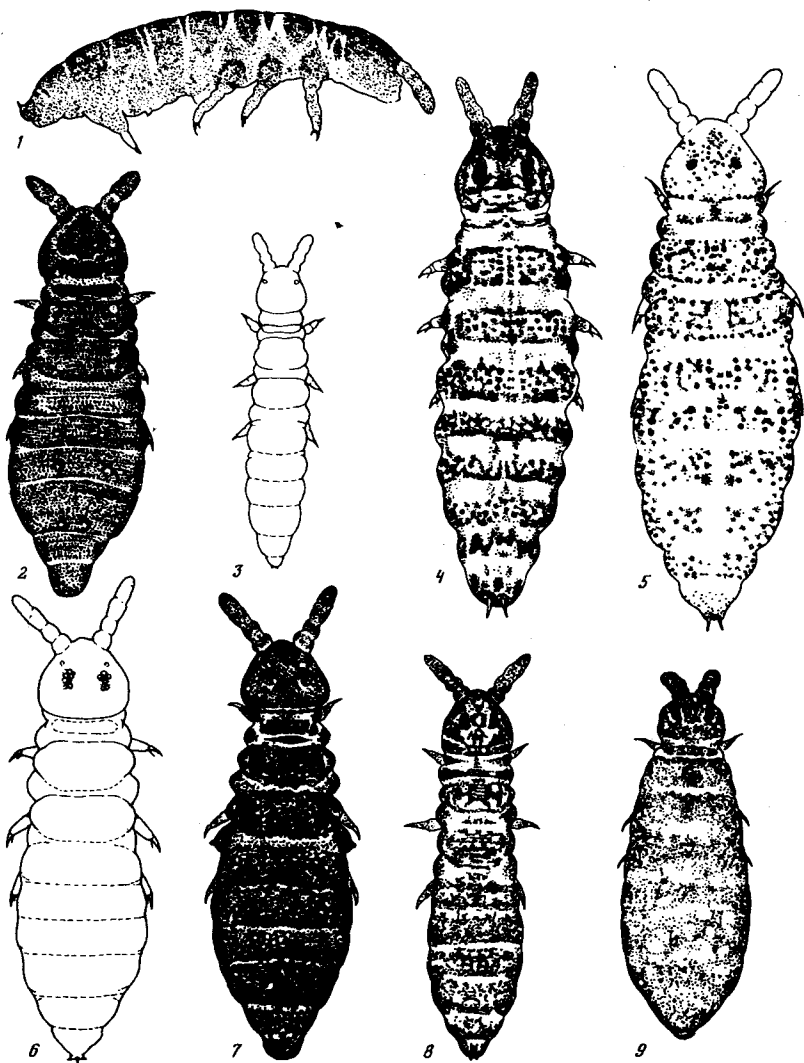


Рис. 21. Габитусы. Сем. Hypogastruridae (ориг.)

1—Hypogastrura assimilis; 2—H. manubrialis; 3—Willeimia anophthalma; 4—Ceratophysella borealis; 5—Typhlogastrura sp.; 6—Triacanthella intermedia; 7—Xenylla humicola; 8—Xenylla sp.; 9—Microgastrura sp.

Обычно без пигмента Onychiuridae (рис. 22)

— АО простой (рис. 12, 3) ¹. Ложные глазки на теле отс. ПАО, если имеется, из одной или немногих лопастей, не удлинённый, в виде розетки (рис. 33). Глаза имеются или отс. Пигмент развит или отс. Hypogastruridae (рис. 21)

3. ПАО имеется. VI сегм. бр. обычно с двумя ан. шипами, если без шипов, то ПАО цельный, 3—4-угольной формы (рис. 45, 10). Эмподий имеется или отс.

. Odontellidae ² (рис. 23, 8—11)

¹ Сложное строение АО из гюларктических родов Hypogastruridae имеет только род Acherongia. Принадлежность этого рода, имеющего, кроме того, необычную для семейства сенсорную хетотаксию, к Hypogastruridae требует дополнительных доказательств.

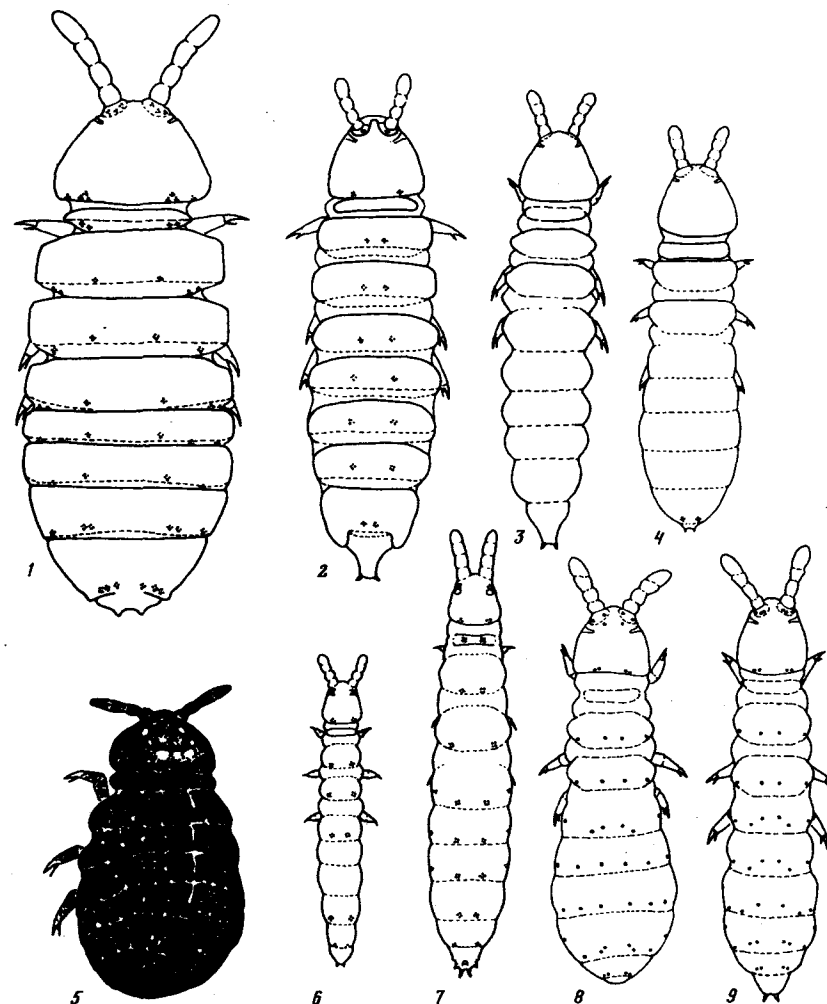


Рис. 22. Габитусы. Сем. Onychiuridae (ориг.)

1—Tetrodonthophora bielensis; 2—Probolaphorura sachalinensis; 3—Kalaphorura sp.; 4—Psyllaphorura sp.; 5—Ussuriaphorura pluripseudocellata; 6—Mesaphorura macrochaeta; 7—Neonaphorura adulta; 8—Onychiurus gr. stachianus; 9—Protaphorura gr. pulvinata

— ПАО, если имеется, всегда из нескольких лопастей (рис. 13, 2, 3). На VI сегм. бр. ан. шипов нет, если имеются, то ПАО отс. Эмподий отс.

. Neanuridae ² (рис. 23, 1—7; 24).

СЕМЕЙСТВО HYPOGASTRURIDAE

(Сост. А. Б. Бабенко)

Семейство объединяет подуроморфных ногохвосток (1 сегмент груди не скрыт под вторым и несет ряд хет), имеющих грызущий ротовой аппарат, простой АО и лишенных ложных глазков (псевдоцелл).

² Ключевым критерием при выделении этих семейств является строение ротового аппарата, в частности максиллы: у Odontellidae — кардо максиллы отсутствует или слит со стипесом (рис. 45, 7—9), у Neanuridae кардо (как и у всех прочих коллембол; рис. 11, 2) обособлен. Имеется еще ряд тонких, но принципиальных отличий, трудно различимых на тотальных препаратах.

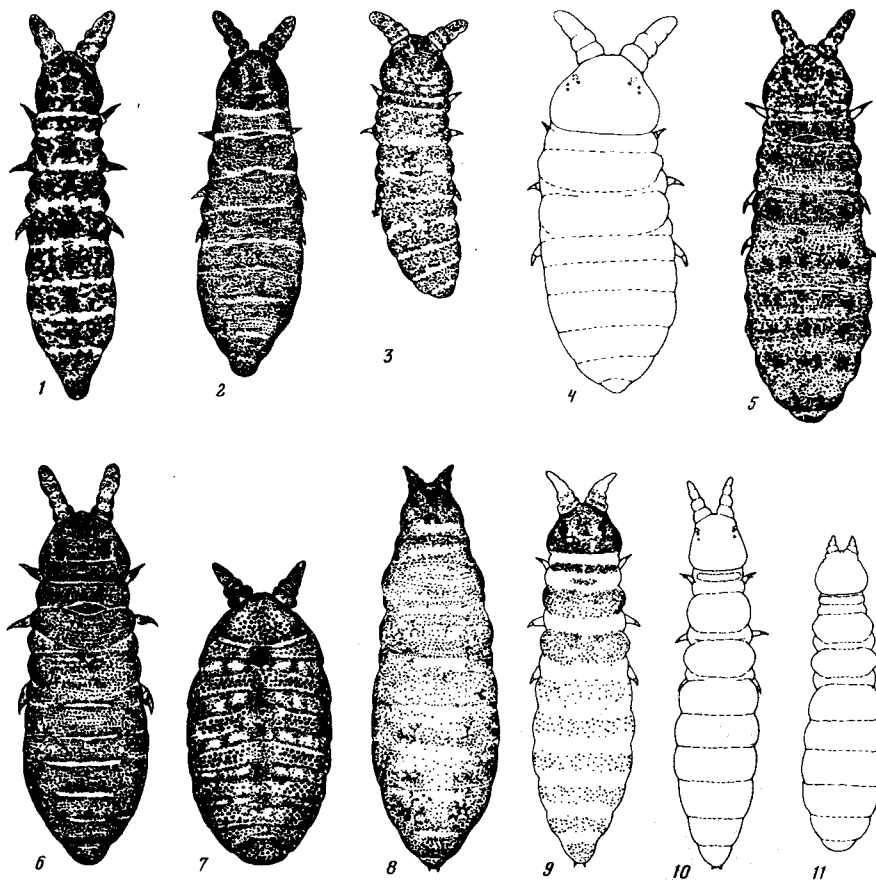


Рис. 23. Габитусы. Сем. Neanuridae (часть) и Odontellidae (ориг.)

1—*Friesea mirabilis*; 2—*Pseudachorutes parvulus*; 3—*Micranurida pygmaea*; 4—*Anurida granulata*; 5—*Anurachorutes martynovae*; 6—*Brachystomella parvula*; 7—*Caputaurina* sp.; 8—*Odontella* sp.; 9—*Xenyllodes armatus*; 10—*Axenyllodes ghilarovi*; 11—*Pseudostachia* sp.

Габитус как на рис. 21. Глубокопочвенные и пещерные формы обычно без пигмента, у большинства остальных доминируют голубовато-фиолетовые, серо-черные и оливковые пигменты разной степени интенсивности. Пигмент располагается, как правило, диффузно по всему телу, не образуя ярко выраженных полос и пятен.

Мандибулы с молярной пластинкой и апикально с несколькими зубцами (рис. 31, 10, 11), редко без них (рис. 31, 12, 13) (*Microgastrura*, *Stenogastrura*). Головка максиллы (внутренняя лопасть) обычно с тремя зубцами и несколькими ламеллами (рис. 31, 14—23). Внешняя лопасть максиллы, с простой папиллой и с одним—тремя сублобальными волосками (рис. 31, 8, 9), редко без них (рис. 31, 7). На верхней губе, как правило, 4/5,5,4 хеты (рис. 31, 1, 2), редко некоторые из них исчезают. Папиллы нижней губы хорошо развиты, без следов редукции.

Усики 4-члениковые, обычно не длинее головы. На 4-м членике имеются следующие сенсорные структуры: апикальная втяжная папилла (везикула), дорсальные сенсиллы (обычно 5—7) и в ряде родов ventральное сенсорное поле (рис. 32). У некоторых представителей семейства (*Mucrella*, *Ceratophysella*, *Mitchellania*) между 3-м и 4-м члениками усиков имеется мешковидный вырост. АО простого строения (рис. 32, 18). Очень редко имеется большее число «защитных» сенсилл (рис. 32, 19). Более сложный АО, напоминающий таковой у некоторых *Onychiuridae* из голарктических родов *Nypogastru-*

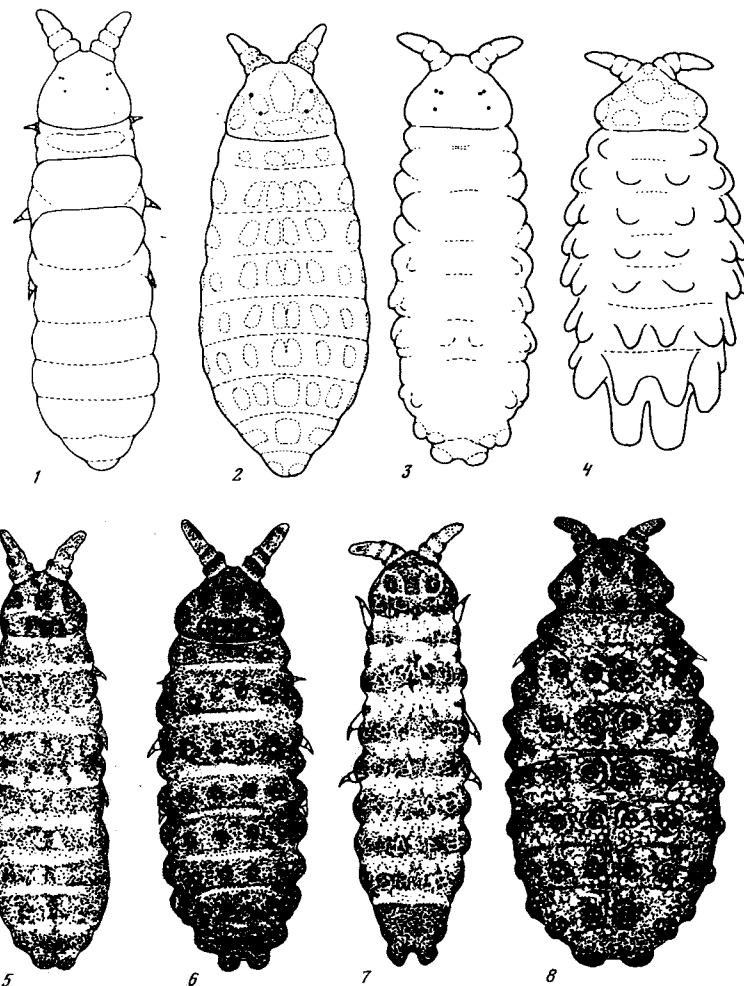


Рис. 24. Габитусы. Подсем. Neanurinae (ориг. и по Деарвану)

1—*Paranura* sp.; 2—*Ghirkanura chernovae*; 3—*Yuukianura szepteyckii*; 4—*Bilobella digitata*; 5—*Deutonura* sp.; 6—*Neanura muscorum*; 7—*Caucasanura stebaevae*; 8—*Morulina* sp.

ridae, имеет только род *Acherongia* (рис. 32, 17). Обычно ПАО (рис. 33) состоит из одной, иногда слегка подраздельной (*Choreutinula*, *Mesogastrura*, *Stenogastrura*) или чаще из нескольких (4—10) лопастей, реже отсутствует (*Xenylla*, *Haloxenylla*, *Acherontides*, *Pseudacherontides* и некоторые другие). У ряда форм в ПАО, кроме лопастей, имеется дополнительный бугорок (рис. 33, 10—12). Глазков 8+8 или меньше, имеются совсем безглазые рода (*Willemia*, *Acherontides*, *Tafallia*, *Pseudacherontides*, *Acherontiella* и др.).

Все сегменты груди и брюшка разделены, без следов слияния. Грануляция покровов часто грубая (легко различима в световой микроскоп); особенно на последних сегментах тела. На VI сегменте брюшка у большинства родов имеется пара анальных шипов, реже их три (*Triacanthella*) (рис. 34, 2).

Хет на дорсальной стороне тела немного, расположены они в два—три поперечных ряда на каждом сегменте (рис. 35—37), реже наблюдается неохетоз (рис. 35, 1, 5) (*Triacanthella*, *Mitchellania*). На всех сегментах тела, кроме головы, имеются сенсорные

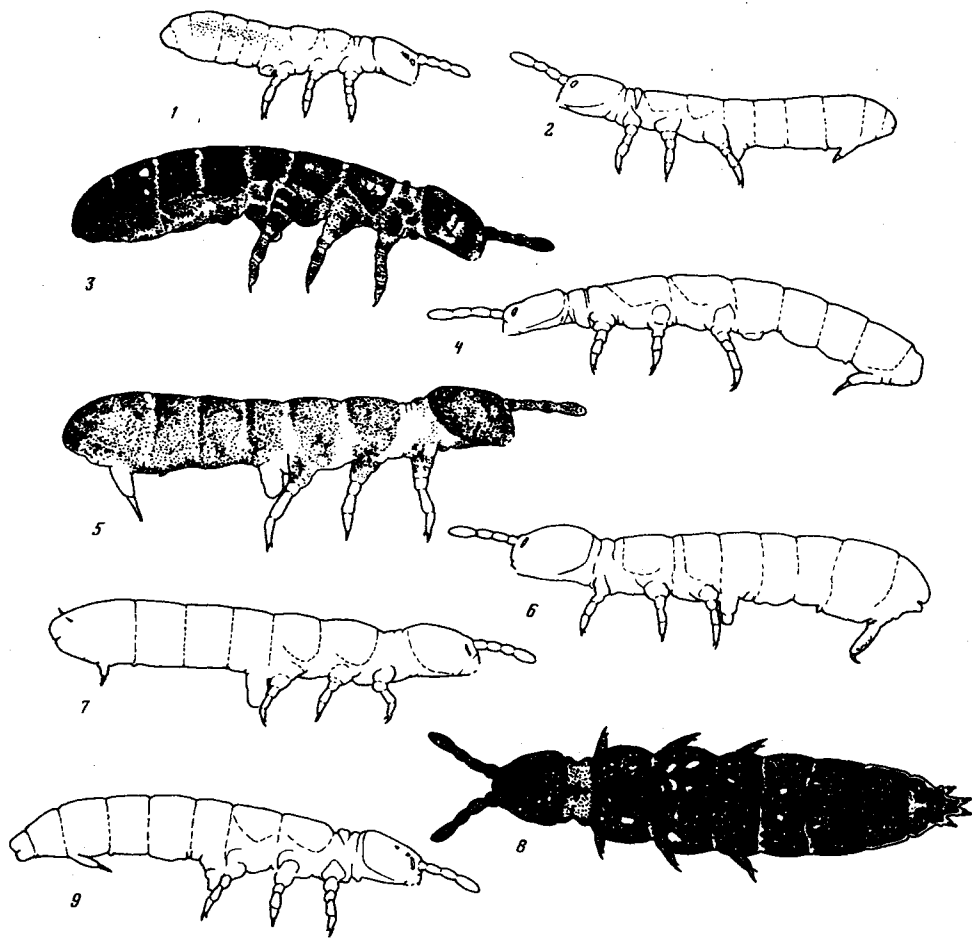


Рис. 25. Габитусы. Сем. Isotomidae (ориг.)

1 — *Pseudanurophorus binoculatus*; 2 — *Isotomodela pusilla*; 3 — *Anurophorus septentrionalis*; 4 — *Isotomodes productus*; 5 — *Folsomia nana*; 6 — *Mucracanthus altaicus*; 7 — *Pseudofolsomia spinata*; 8 — *Tetracanthella wahlgreni*; 9 — *Folsomides parvulus*

хеты: как правило, по 2+2 на II—III сегментах груди и по 1+1 — на I—V сегментах брюшка. Обозначение отдельных хет на голове и туловище показано на рис. 35—37¹. Характер дифференциации дорсальных хет, их расположение — один из основных критериев при диагностике многих видов и родов семейства. В последнее время для распознавания видов в ряде групп, например *Xenylla*, используется также вентральная хетотаксия.

Тибготарзусы ног у многих форм несут один или несколько головчатых чувствительных волосков (рис. 38, 1—8), реже все тибготарзальные хеты заострены (рис. 38, 9—12). Эмподиальный придаток обычно развит с базальной ламеллой или хетовидный, у *Xenyllinae* всегда отсутствует (рис. 38, 2, 3, 15). Вентральная трубка обычно с небольшим числом хет на боковых лопастях (4+4, редко больше).

¹ В практике систематики семейства используются две системы обозначения хет: у *Hypogastriginae* — по Йосии (Yosii, 1961), у *Xenyllinae* — по Гаме (Gama, 1964), в которых отличаются обозначения некоторых головных и грудных хет.

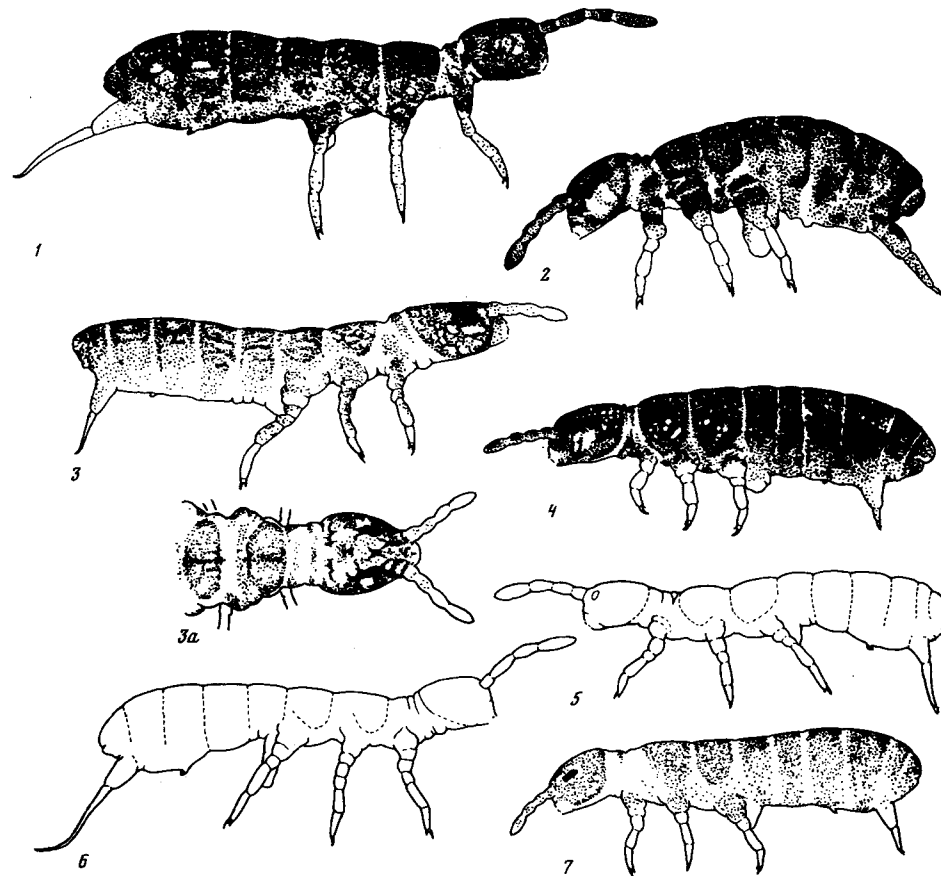


Рис. 26. Габитусы. Сем. Isotomidae (ориг.)

1 — *Isotoma violacea*; 2 — *Pachytoma* sp.; 3 — *Metisotoma grandiceps* (3a — вид сверху); 4 — *Nargynia setosa*; 5 — *Secotomodes sibiricus*; 6 — *Isotomiella minor*; 7 — *Proisotoma minuta*

Прыгательная вилка (рис. 39) чаще развита, иногда со следами редукции или полностью отсутствует. Число хет на дорсальной поверхности денс, за исключением *Triacanthella*, не более 7-8. Зацепка, если имеется, без хет у основания и с двумя—пятью зубцами на боковых ветвях.

В семействе широко распространены эпитокия, экоморфоз и цикломорфоз. В ходе этих процессов не только происходит внутренняя перестройка организма, но и обычно кардинально меняется внешняя морфология. Изменяются структура покровов, форма и размеры вилки, мукро, ПАО, глазков, ротовых частей (вплоть до исчезновения молярной пластинки), хет, шипов (рис. 34, 5, 6) и т. п. У некоторых видов подрода *Ceratophysella* отмечено исчезновение выроста между 3-м и 4-м члениками усиков (рис. 18, 12). Внешний облик подобных экоморфных особей часто настолько своеобразен, что в ряде случаев они были описаны как новые виды и даже рода (*Ancistracanthella*, *Proxenyllodes*). Вероятность этих явлений необходимо учитывать при определении.

Система семейства отражает в основном тенденцию к адаптации к обитанию в глубоких слоях почвы и в пещерах. Среди голарктических родов выделяются три основные линии развития (табл. 1), объединяющие родственные формы, характеризующиеся параллельной редукцией глазков и прыгательной вилки.

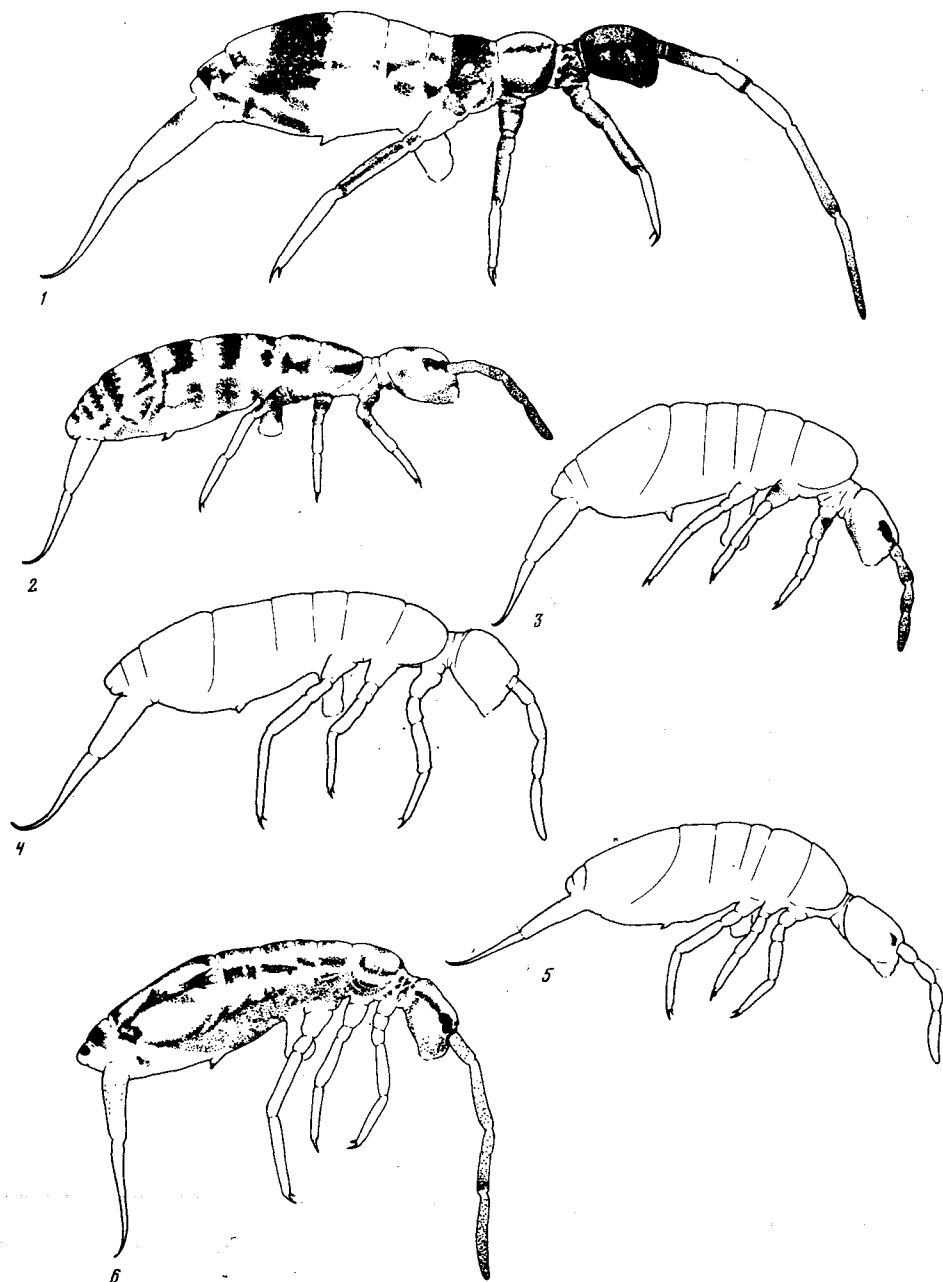


Рис. 27. Габитусы. Сем. Entomobryidae (ориг.)

1 — *Orchesella flavescens*; 2 — *Orchesellides kabulensis*; 3 — *Lepidocyrtus lignorum*; 4 — *Heteromurus nitidus*; 5 — *Pseudosinella alba*; 6 — *Entomobrya quinquelineata*.

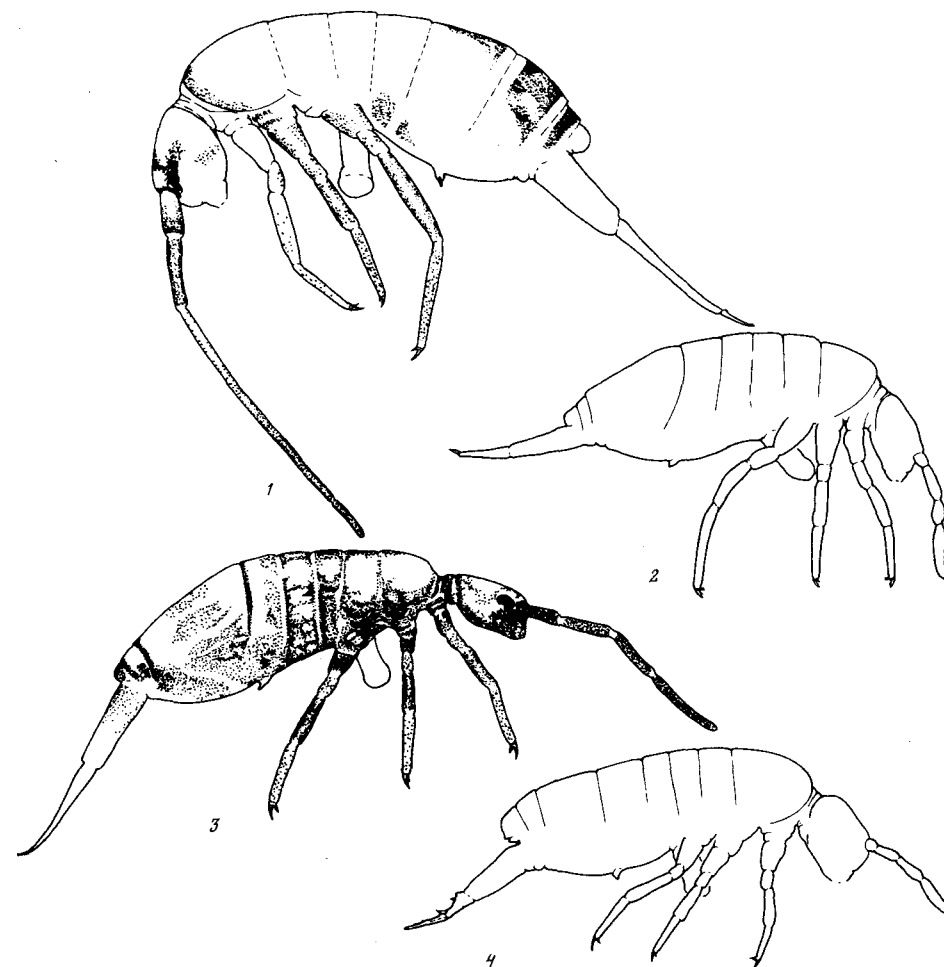


Рис. 28. Габитусы. Сем. Tomoceridae, Oncopoduridae, Cyphoderidae, Entomobryidae (ориг.)

1 — *Tomocerus asiaticus*; 2 — *Cyphoderus* sp.; 3 — *Seira squamoornata*; 4 — *Oncopodura* sp.

Некоторые рода, выделенные только на основе этих явно адаптивных признаков, вероятно, искусственны и часто нечетко ограничены. Обособленное положение в системе семейства имеют *Microgastrura* (промежуточное положение между *Hypogastruridae* и *Neanuridae*), *Gulgastrura*, *Acherongia* (некоторые признаки сближают их с *Onychiuridae*), *Triacanthella* и др.

Центр многообразия данного семейства ногохвосток приурочен к Голарктике. Из более южных районов в настоящее время известно лишь несколько монотипических родов: *Gnathogastrura* Diaz et Najt, 1983 (Венесуэла) и *Barbagastrura* Massoud, Najt et Thibaud, 1975 (Ямайка) — хипогастры габитуса *Ceratophysella* с гипертрофированным развитием максилл и папилл на нижней губе; *Xenyllina* Delamare Deboutteville, 1952 (Ц. Африка) — глаза, ПАО, эмподий, вилка и ан. шипы отс., анус расположен вентрально; *Parawillemia* Izarra, 1978 (Аргентина) — 2+2 глазка, ПАО имеется, вилка и ан. шипы отсутствуют; *Denigastrura* Stach, 1949 (Сомали) — апик. папилла на усиках 3-дольчатая, 4+4 глазка, эмподий длинный, без ламеллы, на денс 3 хеты; *Octoacanthella* Martynova, 1961 (Ц. Африка) — хипогастра с

Таблица 1. Основные линии развития семейства Hypogastruridae

Число глазков	Пригательная вилка	Линия развития		
		гипогаструринная (гомохетоз, ПАО всегда, эмподий обычно имеются)	цетарофизелинная (гетерохетоз, ПАО и эмподий имеются)	ксенилинная (гомохетоз, ПАО и эмподий отс.)
8+8	Нередуцированная	Hypogastrura s. str., Schoettella, Choreutinula	H. (Ceratophysella)	—
Меньше 8+8	Нередуцированная	Mesachorutes, Jacutogastrura	Bonetogastrura (часть), Typhlogastrura (часть)	—
	Редуцированная	Mesogastrura, Orogastrura, Xenyllogastrura	Schaefferia (часть)	Xenylla, Haloxenylla
	Отсутствует	—	—	Acheroxenylla
0+0	Нередуцированная	Ongulogastrura	Bonetogastrura (часть), Typhlogastrura (часть)	—
	Редуцированная	—	Schaefferia (часть)	Acherontides, Pseudacherontides
	Отсутствует	Willemia, Tafallia	—	Acherontiella, Acherontiellina

семью—восемью шипами на VI сегменте брюшка; *Biscoia* Salmon, 1962 (Антарктика) — 8+8 глазков, ПАО отсутствует, АО сложного строения; *Gomphiocephalus* Carpenter, 1908 (Антарктика) — 8+8 глазков, ПАО простой, вилка укорочена, мукро и эмподий отсутствуют.

Определительная таблица родов и подродов

1. ПАО имеется 2
- ПАО отс. 19
2. 8+8 глазков; пигментация покровов, как правило, интенсивная 3
- Менее 8+8 глазков; пигментация покровов чаще слабая, реже интенсивная 8
3. Прыг. вилка имеется 4
- Прыг. вилка полностью отс. *Knowltonella* Wray, 1958

Типовой вид: *Knowltonella idahoensis* Wray, 1958

Единственный род семейства, имеющий ПАО, полный набор глазков и полностью редуцированную прыг. вилку. Пигмент развит. ПАО простой, расположен в треугольном углублении. Дифференциация дорс. хет слабая. Головчатые хеты на тибитарз. имеются, у единственного вида рода — по 4 на каждой ноге. Эмподий, прыг. вилка и зацепка отс. Ан. шипы развиты.

Распространение: С. Америка (монотипический род).

4. Ан. шипы имеются 5
- Ан. шипы отс. *Choreutinula* Paclt, 1944

Син.: *Beckerella* Axelson, 1912 nec Enderlein, 1911; *Beckerellodes* Salmon, 1945

Типовой вид: *Achorutes inermis* Tullberg, 1871

Пигмент развит. Дифференциация дорс. хет слабая. На внешней лопасти максиллы 2 сублоб. волоска. 8+8 глазков. ПАО простой, овальный (рис. 33, 1), лопасти лишь иногда слегка намечены. Головчатые хеты на тибитарзусах имеются. Эмподий хетовидный, короткий или отс. (рис. 38, 1).

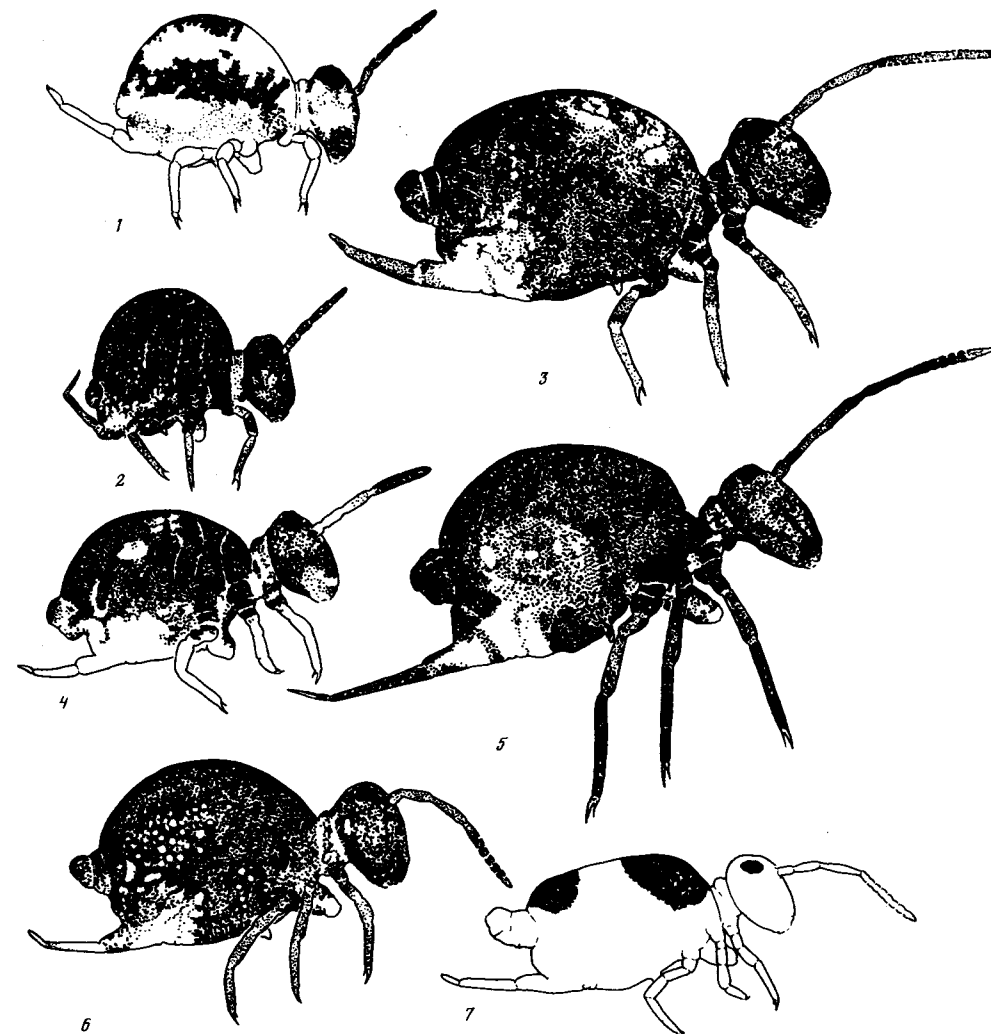


Рис. 29. Габитусы. Сем. Sminthuridae, Katiannidae, Bourletiellidae, Sminthuridae, Dicyrtomidae (ориг.)

1 — *Sminthurides malmgreni*; 2 — *Sphaeridia pumilis*; 3 — *Sminthurus* sp.; 4 — *Sminthurinus trinotatus*; 5 — *Ptenothrix atra*; 6 — *Bourletiella hortensis*; 7 — *Deuteriosminthurus bicinctus*

Прыг. вилка развита, на денс обычно 4 хеты (рис. 39, 11). Зацепка с 3+3 зубцами. Ан. шипы отс.

Распространение: космополитный род; в СССР — повсеместно.

5. На VI сегм. бр. имеются 2 ан. шипа¹ (рис. 34, 1, 3—5) 6
- На VI сегм. бр. 3 ан. шипа, дополнительный шип расположен терминально под обычной парой (рис. 34, 2) *Triacanthella* Schäffer, 1897

Син.: *Triacanthurus* Willem, 1902; *Clingmantha* Wray, 1963

Типовой вид: *Triacanthella michaelsoni* Schäffer, 1897

Пигмент развит, обычно красный (при фиксации в спирте особи обесцвечиваются), габитус — рис. 24, 6. Дифференциация хет резкая, у взрослых особей обычно имеется много добавочных хет

¹ У экоморфных особей может быть и большее число шипов.

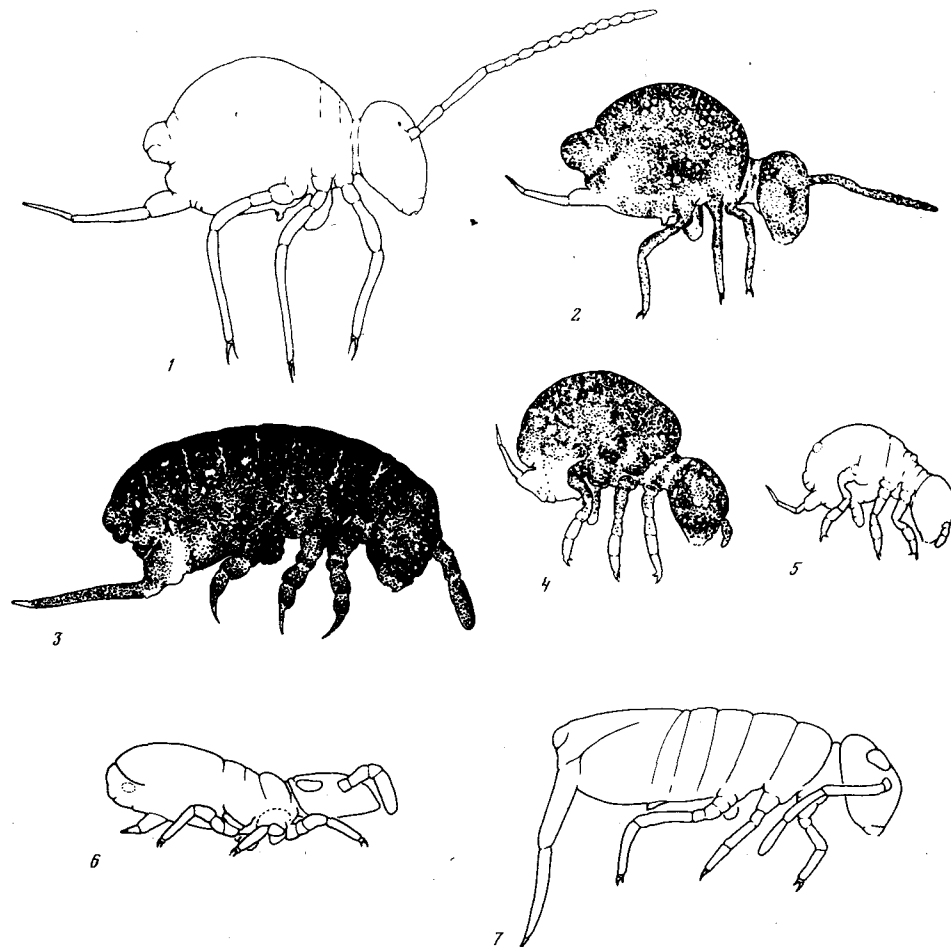


Рис. 30. Габитусы. Сем. Arrhopalitidae, Neelidae, Poduridae, Mackenziellidae, Actaletidae (ориг.; по Стренчке, Хютеру)

1 — Arrhopalites sp.; 2 — A. Secundarius; 3 — Podura aquatica; 4 — Neelus minutus; 5 — Megalothorax minimus; 6 — Mackenziella psocoides; 7 — Actaletes neptuni

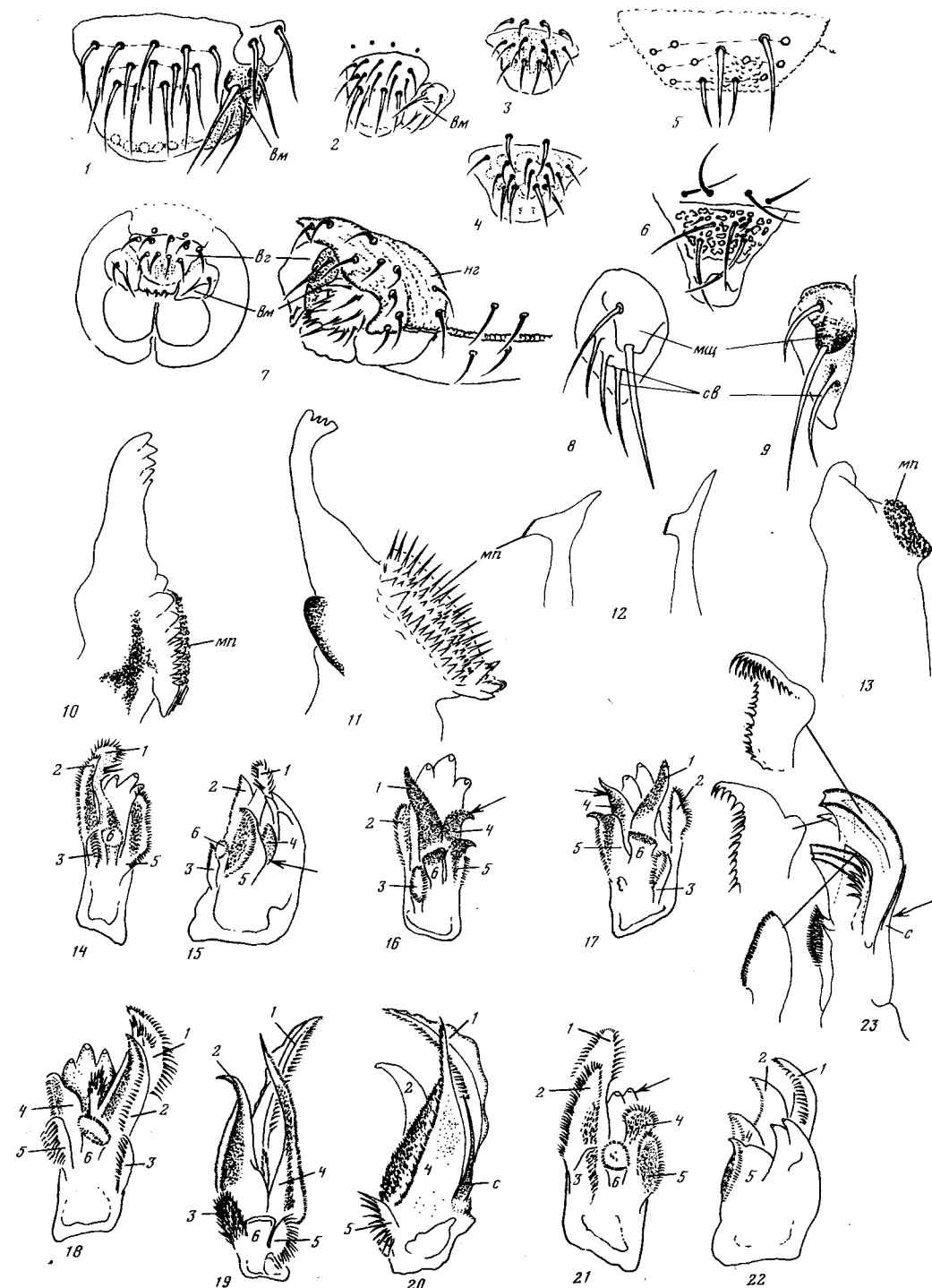


Рис. 31. Сем. Hypogastruridae. Детали ротового аппарата (по Бенито и Мартинесу, Гаме и Деарвану, Йосии, Кассаньо и Деарвану, Паласьо-Варгасу и Тибо, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру)

1—9 — верхняя губа и внешняя лопасть максиллы: 1 — Hypogastrura tullbergi, 2 — Xenylla betulae, 3 — Willemia anophthalma, 4 — W. denisi, 5 — Triacanthella frigida, 6 — Gulgastrura reticulosa, 7 — Microgastrura minutissima, 8 — X. humicola, 9 — Ceratophysella denticulata; 10—13 — мандибулы: 10 — Ceratophysella, 11 — Haloxenylla affiniiformis, 12 — Microgastrura, 13 — Stenogastrura hiemalis; 14—23 (на рис. 14—22 цифрами обозначены ламеллы) — головка максиллы: 14 — Mucrella navicularis, 15 — то же с дорс. стороны, 16 — Hypogastrura tullbergi, 17 — Ceratophysella armata, 18 — Triacanthella frigida, 19 — T. perfecta, 20 — то же с дорс. стороны, 21 — X. humicola, 22 — то же с дорс. стороны, 23 — H. affiniiformis. с — стилет (модифицированный максиллярный коготок); вг — верхняя губа; вл — внешняя лопасть максиллы; св — сублобальные волоски; мл — максиллярный щупик; нг — нижняя губа; мл — молярная пластинка

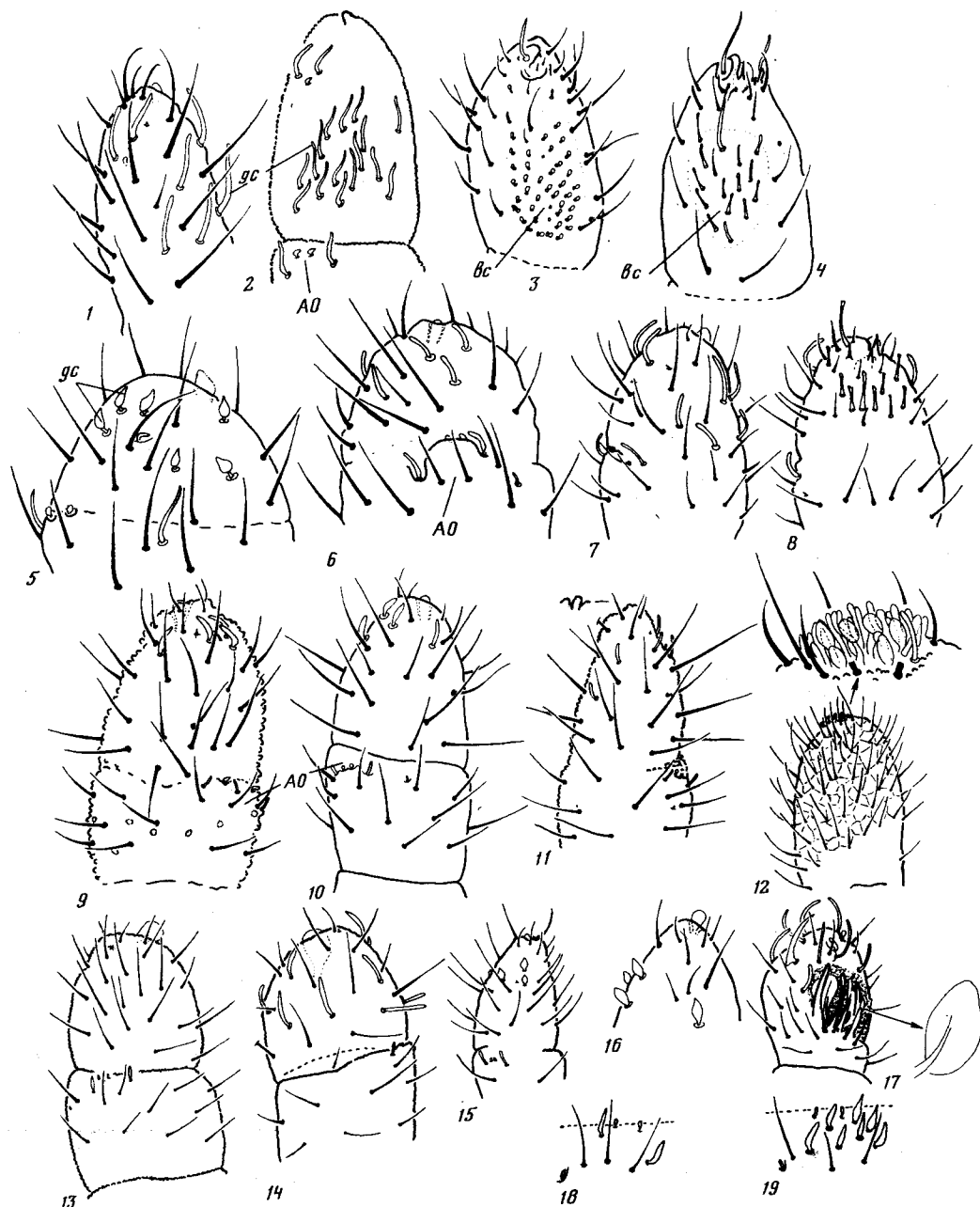


Рис. 32. Сем. Hypogastruridae. Сенсорные структуры на 3-м и 4-м члениках усиков (по Бенито и Мартинесу, Гаме и Деарвану, Деарвану и Герсу, Даллаи, Джанашвили, Йосни, Массу и Тибо, Стаху, Фьелльбергу)

1 — *Ceratophysella pseudarmata*; 2 — *Typhlogastrura morozovi*; 3 — *Mitchellania wallmoi*; 4 — *M. kratfi*; 5 — *Willemia denisi*; 6 — *W. anophthalma*; 7 — *Microgastrura duodecimoculata*; 8 — то же (с вентр. стороны); 9 — *Haloxenylla affinisformis*; 10 — *Xenylla brevisensillata*; 11 — *Acherontides huetheri*; 12 — *Gulgastrura reticulosa*; 13 — *Orogastrura emucronata*; 14 — *Xenylogastrura afurcata*; 15 — *Acherontiella caruso*; 16 — *Pseudacherontides zenkevitchi*; 17 — *Acherongia minima*; 18 — *Hypogastrura concolor*; 19 — *H. tullbergi*. *ac* — вентр. сенсиллы; *dc* — дорс. сенсиллы

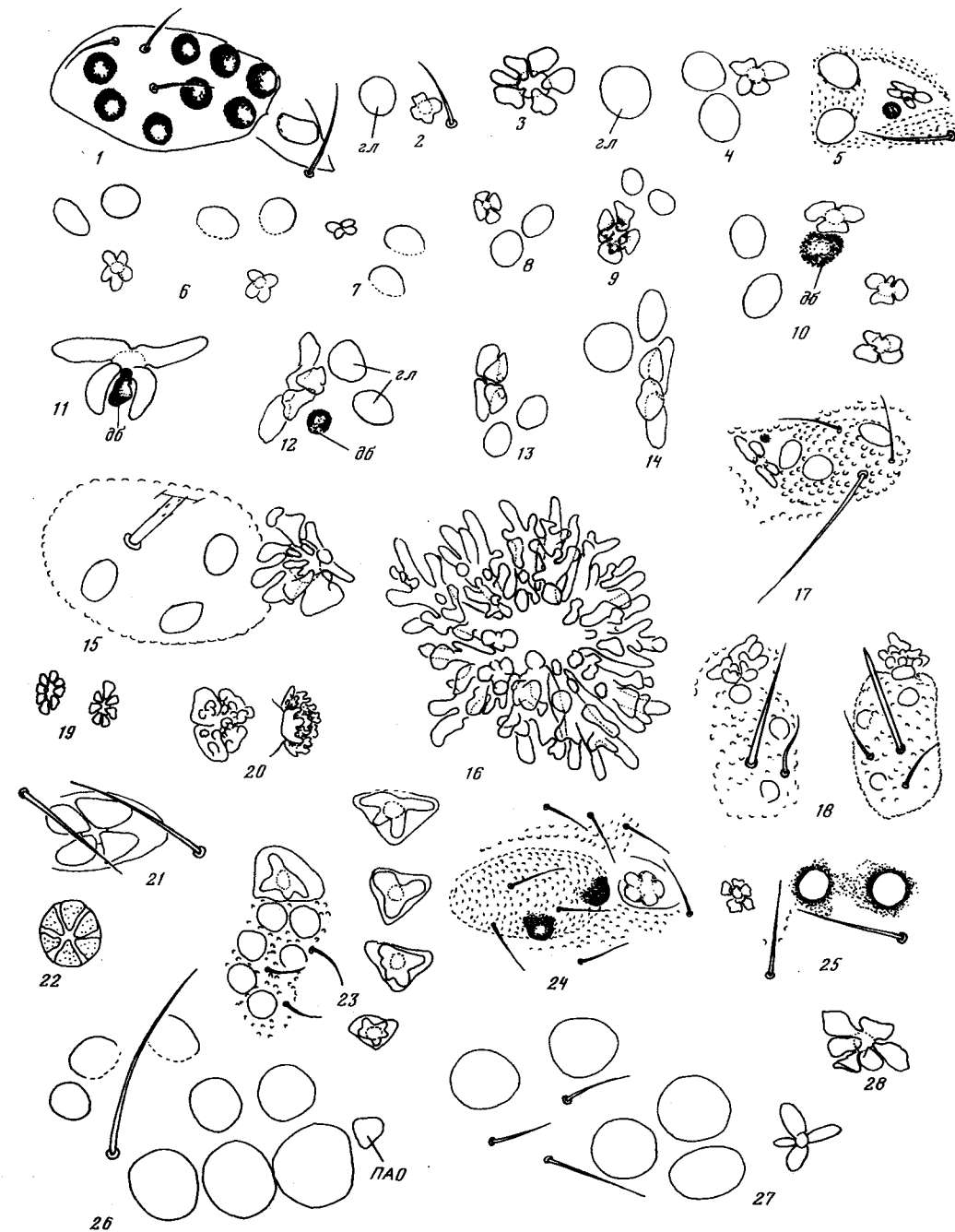


Рис. 33. Сем. Hypogastruridae. ПАО (по Бенито и Мартинесу, Даллаи и Сабатини, Деарвану и Герсу, Кассаньо и Деарвану, Мартыновой, Носеку и Паолетти, Стаху, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру и ориг.)

1 — *Choreutinula inermis*; 2 — *Schoettella ununguiculata*; 3 — *Franzura synacantha*; 4 — *Mucrella navicularis*; 5 — *Hypogastrura viatica*; 6 — *H. sensilis*; 7 — *H. tullbergi*; 8 — *H. distincta*; 9 — *H. essa*; 10 — *H. tribomi*; 11 — *Mitchellania loricata*; 12 — *Ceratophysella zczukorum*; 13 — *C. brevis*; 14 — *C. denticulata*; 15 — *Typhlogastrura korenevskii*; 16 — *T. morozovi*; 17 — *Schaefferia emucronata*; 18 — *S. scossierii*; 19 — *Willemia similis*; 20 — *W. granulata*; 21 — *W. denisi*; 22 — *Tafallia robusta*; 23 — *Microgastrura duodecimoculata*; 24 — *Mesogastrura ojcoviensis*; 25 — *Mesachorutes cionii*; 26 — *Stenogastrura hiemalis*; 27 — *Orogastrura dilatata*; 28 — *Jacutogastrura silvatica*. *дб* — дополнительный бугорок; *гл* — глазок

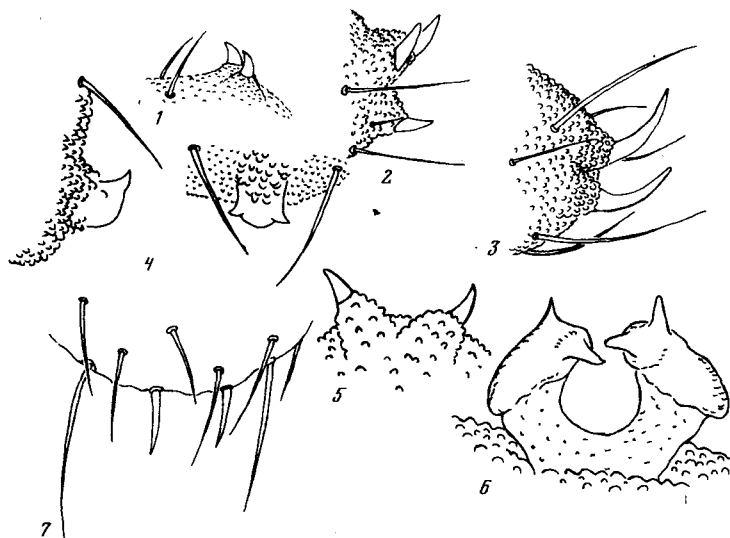


Рис. 34. Сем. Hypogastruridae. Анальные шипы (по Джанашвили, Диасу и Паласьо-Варгасу, Кассаньо, Кассаньо и Деарвану, Стаху)

1 — *Hypogastrura viatica*; 2 — *Triacanthella* sp.; 3 — *Ceratophysella armata*; 4 — *Franzura synacantha*; 5 — *H. purpurescens*; 6 — то же (экоморфоз, описанный как р. *Ancistracanthella*); 7 — *Pseudacherontides zenkevitchi*

(неохетоз) (рис. 35,1). Грануляция покровов крупная. Верхняя губа с 4, 5, 4 хетами (рис. 31,5). У части видов максилла модифицирована (рис. 31,18—20). На внешней лопасти максиллы сублоб. волосков нет. 8+8 глазков. Н и Г, как правило, меньшего размера. ПАО — 3—4-лопастной, небольшой. Эмподий развит, без базальной ламеллы. Головчатые хеты на тибготарзусах (по I) имеются (рис. 38,4). Прыг. вилка полная, на денс более семи хет, в апик. части перед мукро часто имеется вздутие (рис. 39, 4, 5). Зацепка с 3+3 зубцами. На VI сегм. бр. 3 ан. шипа.

Распространение: космополитный род (в засушливых субтропических районах южного и северного полушарий); в СССР — Азербайджан, Туркмения.

6. Мандибулы обычного строения, апикально с несколькими зубцами (рис. 31,10) . . . 7
— Мандибулы апикально без зубцов (рис. 31,13)

Stenogastrura Christiansen et Bellinger, 1980

Типовой вид: *Stenogastrura hiemalis* Christiansen et Bellinger, 1980

Пигмент развит. Тело длинное и узкое. Макрохеты, особенно на конце брюшка, длинные, у типового вида ясно головчатые. Рот. части слабо склеротизованы и плохо заметны на тотальных препаратах. Мандибулы с молярной пластинкой, но апикально без зубцов (рис. 31,13). Максиллы обычного строения. 8+8 глазков. ПАО простой, небольшой (рис. 33,26). На тибготарз. по одной длинной головчатой хете. Прыг. вилка полная, у единственного вида рода на денс 5 хет (рис. 39, 27). Мукро короткий, квадратный, с двумя зубцами. Ан. шипы имеются.

Распространение: С. Америка (монотипический род).

7. Эмподий редуцирован до небольшой хеты или полностью отс. (рис. 38,16) . . .
Schoettella Schäffer, 1896

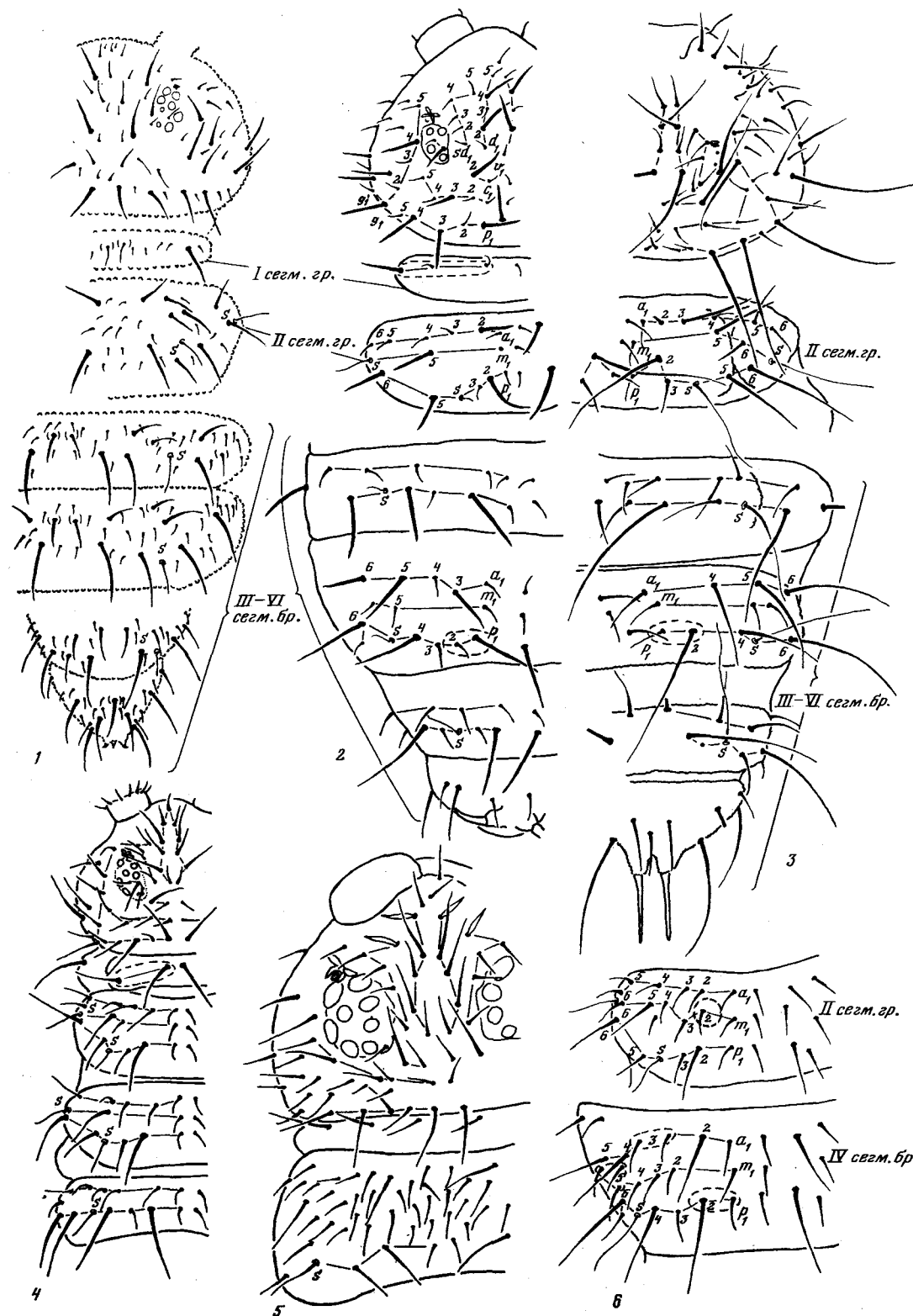
Типовой вид: *Achorutes ununguiculatus* Tullberg, 1869

Пигмент развит. Дифференциация дорс. хет, как правило, слабая. На внешней лопасти максиллы 2 сублоб. волоска. 8+8 глазков. ПАО небольшой, из четырех неполностью отделенных друг от друга лопастей (рис. 33,2). Головчатые хеты на тибготарз. имеются, расположены как дорс. (2—4), так и вентр. (2) (рис. 38,16). Прыг. вилка полная, на денс 4—5 хет. Зацепка с 3+3 зубцами. Ан. шипы имеются, небольшие.

Распространение: космополитный род; в СССР — кроме северных районов.

Рис. 35. Сем. Hypogastruridae. Хетотаксия головы и тела (по Дунгеру и Зивадиновичу, Мартыновой, Фьельбергу и ориг.)

1 — *Triacanthella intermedia*; 2 — *Bonetogastrura nivalis*; 3 — *Typhlogastrura primorica*; 4 — *Mucrella navicularis*; 5 — *Mitchellania horrida*; 6 — *M. krafft*



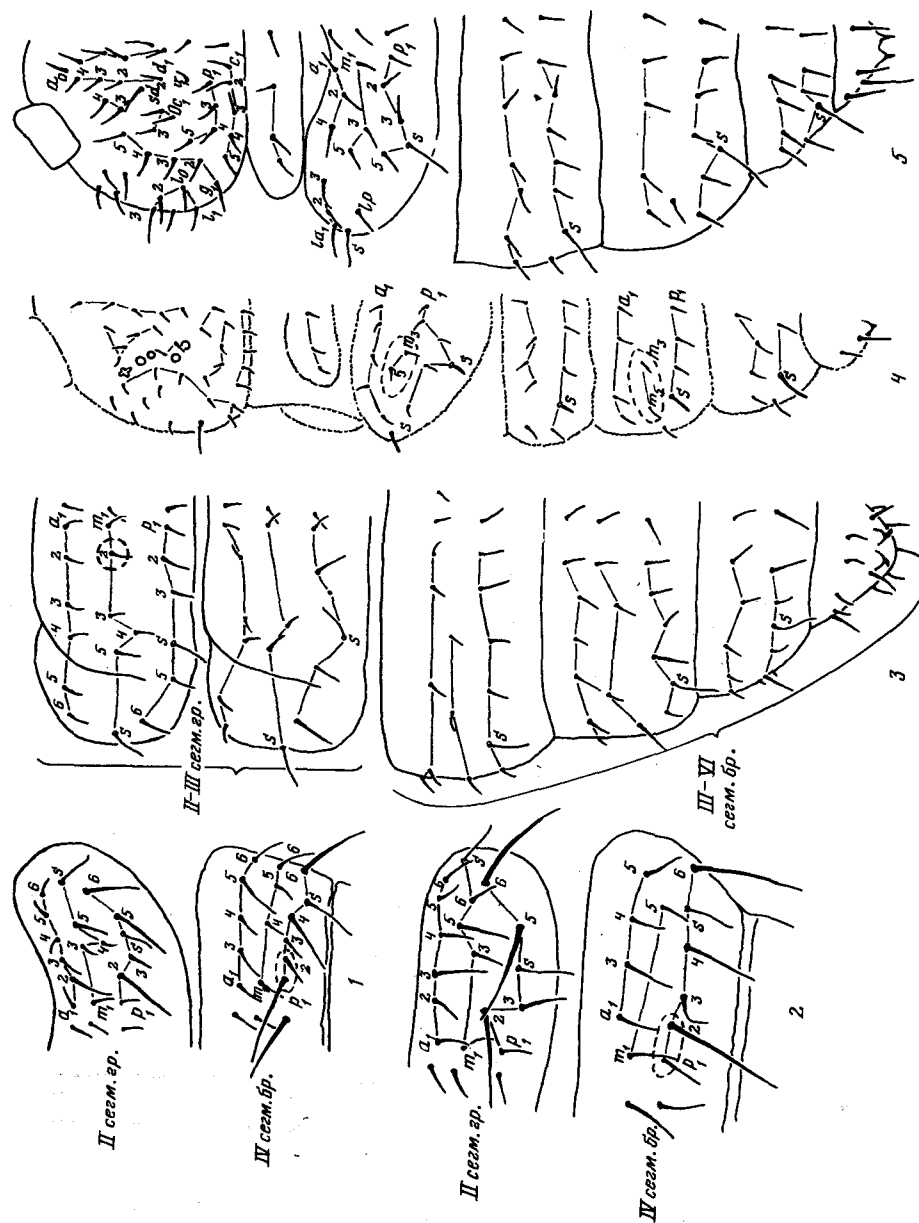


Рис. 36. Сем. Hypogastruridae. Хетотаксия головы и тела (по Деарвану и Герсу, Йосии и орг.).
1 — *Ceratophysella gr. armata*; 2 — *C. gr. denticulata*; 3 — *Hypogastrura tullbergi*; 4 — *Xenylogastrura aifurcata*; 5 — *Pseudocherontides edaphica*.

— Эмподий крупный, часто с базальной ламеллой (рис. 38,7,8)

Hypogastrura Bourlet, 1839

Типовой вид: *Achorutes viaticus* Tullberg, 1872

Центральный род семейства делится на несколько подродов.

а. Папиллы, на которых расположены ан. шипы, разделены или слиты лишь у основания (рис. 34, 1, 3, 5) 6

— Ан. шипы расположены на единой крупной папилле (рис. 34,4)
. подрод *Franzura* Cassagnau et Deharveng, 1976

Типовой вид: *Hypogastrura (Franzura) synacantha* Cassagnau et Deharveng, 1976

Пигмент развит. Дифференциация дорс. хет слабая, хета m2 на II сегм. гр. имеется, как на рис. 36,3. 8+8 глазков, ПАО из 4—6 (7—8) ясных лопастей (рис. 33,3). Эмподий имеется, с базальной ламеллой. На тибготарз. по одной головчатой хете. Прыг. вилка развита, на денс 7 хет. Зацепка с 4+4 зубцами. Близок к *Hypogastrura s. str.*, основные отличия — большее число лопастей ПАО и своеобразная форма шипов.

Распространение: Марокко (монотипический подрод).

б. Головка максиллы обычного строения: ламелла 4 крупная, не скрыта под ламеллой 5 (рис. 31, 16,17). I сегм. гр. обычно с 3+3 хетами в

— Головка максиллы своеобразной формы: ламелла 4 сильно редуцирована и скрыта под крупной ламеллой 5 (рис. 31,14,15). I сегм. гр. только с 2+2 хетами (рис. 35,4)
. подрод *Mucrella* Fjellberg, 1985

Син.: *Proxenyllodes* Denis, 1926

Типовой вид: *Hypogastrura (Mucrella) denali* Fjellberg, 1985

Небольшой подрод, занимающий промежуточное положение между *Hypogastrura s. str.* и *Ceratophysella*. Пигмент развит. Характер дифференциации дорс. хет различен у разных видов: от почти гомономной до резко дифференцированной на макро- и микрохеты (рис. 35,4); на II сегм. гр.— хета m2 отс., очень редко имеется. Строение усиков напоминает таковое у *Ceratophysella*: имеется ясный вырост между 3-м и 4-м чл. и хорошо развито вентр. сенсорное поле на 4-м чл. ус. Наружная лопасть максиллы с двумя сублоб. волосками. 8+8 глазков, ПАО из 4—6 лопастей, небольшой (рис. 33,4). Эмподий с базальной ламеллой. Тибготарз. хеты обычно заострены, редко одна слегка головчатая. Прыг. вилка полная, на денс 7 хет. Мукро с крупной ламеллой и узким, изогнутым концом (рис. 39,3). Ан. шипы имеются, не крупные.

Распространение: С. Америка, Европа; в СССР — сев. районы европейской части и Сибири.

в. Мукро широкий, ложковидный с высокой треугольной ламеллой (рис. 39,2). Дифференциация дорс. хет, как правило, резкая (рис. 36,1,2). Между 3-м и 4-м чл. ус. обычно имеется мешковидный вырост. На тибготарзусе не более одной головчатой хеты, чаще все хеты заострены. Ан. шипы длинные, не менее 3/4 внутреннего гребня коготка (рис. 34,3), редко короче г

— Мукро различной формы, не ложковидный, на конце узкий (рис. 39,1). дифференциация дорс. хет слабая (рис. 36,3), реже выражена. Вырост между 3-м и 4-м чл. ус. отс. На тибготарз. по 1—4 головчатых хеты, редко их нет. Ан. шипы короткие, не более 1/2 коготка (рис. 34,1), реже длинные подрод *Hypogastrura s. str.*

Син.: *Podurhippis* Magnin, 1878; *Schoturus* MacGillivray, 1893; *Hypogastrurus* Gervais, 1844; *Neohypogastrura* Paclt, 1944; *Ancistracanthella* Gisin, 1949; *Lubbockiella* Bagnall, 1949; *Neogastrura* Stach, 1949; *Biacanthella* Scott, 1961

Типовой вид: *Achorutes viaticus* Tullberg, 1872

Пигмент развит, габитус (рис. 21,1,2). Дифференциация дорс. хет обычно слабая (рис. 36,3), хета m2 на II сегм. гр., как правило, имеется. Вентр. сенсиллы на 4-м чл. ус. развиты обычно слабо. На внешней лопасти максиллы 2 сублоб. волоска (рис. 31,1). 8+8 глазков. ПАО небольшой, обычно из 4, реже с большим числом ясно отделенных друг от друга лопастей (рис. 33, 5—10). Эмподий не менее 1/3 коготка, часто с базальной ламеллой (рис. 38, 7, 8). Прыг вилка полная, на денс 7 хет, реже меньше. Зацепка с 3+3 или 4+4 зубцами.

Распространение: космополитный подрод; в СССР — по всей территории.

г. На II сегм. гр. микрохета m2 имеется (рис. 35,5,6). На IV сегм. бр. хета p1 меньше p2
. подрод *Mitchellania* Wray, 1953

Син.: *Cyclograna* Yosii, 1960; *Spinifacies* Schott, 1963; *Spinachorutes* Scott, 1962

Типовой вид: *Mitchellania hermosa* Wray, 1953

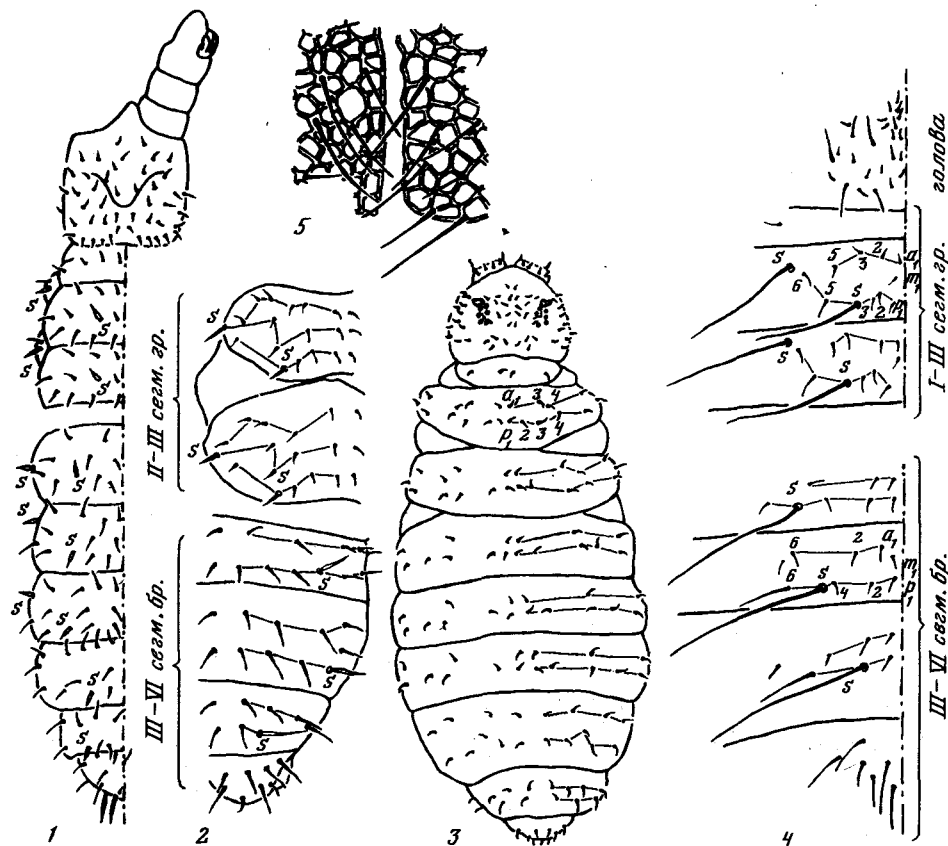


Рис. 37. Сем. Hypogastruridae. Хетотаксия головы и тела (по Бенито и Мартинесу, Йосии, Массу и Тибо, Фьелльбергу)

1 — *Acherongia minima*; 2 — *Willemia denisi*; 3 — *Microgastrura duodecimoculata*; 4 — *Ongulogastrura longisensilla*; 5 — *Gulgastrura reticulosa*

Пигмент развит. Дифференциация дорс. хет резкая, для многих видов характерен неохетоз и шипы на голове (рис. 35,5); на II сегм. гр. макрохета р2 на одном уровне с остальными хетами р-ряда. Усики типа *Ceratophysella*: вырост между 3-м и 4-м чл. ус. имеется, вентр. поле мелких сенсилл обычно развито (рис. 32,3,4). На внешней лопасти максиллы 2 сублоб. волоска. 8+8 глазков. ПАО из четырех, реже шести лопастей, задние лопасти ПАО часто крупные и плотно охватывают дополнительный бугорок (рис. 33,11); реже ПАО типа *Ceratophysella*. Эмподий различной длины, но всегда с базальной ламеллой. Головчатые хеты отс. Прыг. вилка полная, на денс обычно 7 хет. Мукро широкий, ложковидный, типа *Ceratophysella*. Ан. шипы имеются. Распространение: Юго-Вост. Азия, С. Америка; СССР (Д. Восток, Сибирь).

— Микрохета m2 на II сегм. гр. за редким исключением отс. (рис. 36,1,2), часто происходит смещение макрохеты р2 вперед, в этом случае на месте m2 расположена макрохета (рис. 36,2). Если m2 на II сегм. гр. имеется (*bengtssoni*), то на IV сегм. гр. p1 длиннее p2 (рис. 36,1) подрод *Ceratophysella* Börner, 1932

Син.: *Cistioceras* Börner in Schille, 1912; *Agreniella* Bagnall, 1949; *Chinogastrura* Rusk, 1967

Типовой вид: *Podura armata* Nicolet, 1841

Пигмент развит, габитус (рис. 21,4). Грануляция покровов обычно грубая. Дифференциация дорс. хет чаще резкая (рис. 36,1,2). Мешковидный вырост на усиках обычно имеется. Вентр. сенсорное поле, разной степени развития, имеется. Внешняя лопасть максиллы с одним (группа *denticulata*) или с двумя (группа *armata*) сублоб. волосками, очень редко без них. 8+8 глазков. ПАО за редким исключением 4-лопастной, две передние лопасти обычно крупнее и расположены на одной линии; по размеру обычно значительно крупнее глазка (рис. 33,12—14). Эмподий всегда с

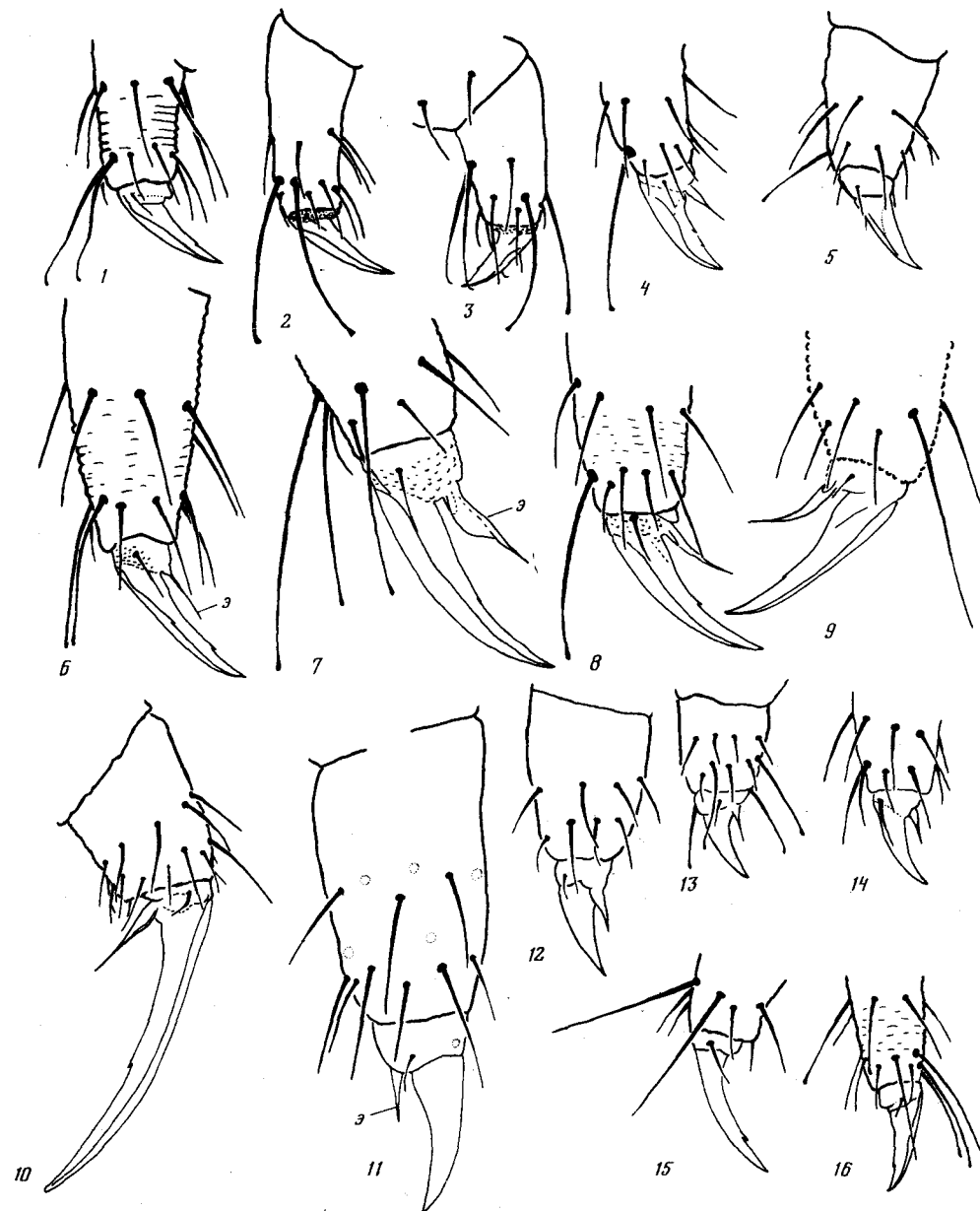


Рис. 38. Сем. Hypogastruridae. Дистальные части ног (по Деарвану и Герцу, Дунгеру и Зивадинович, Носеку и Паолетти, Тибо и Массу, Эллису, Джанашвили)

1 — *Choreutinula inermis*; 2 — *Xenylla schillei*; 3 — *X. brevicauda*; 4 — *Triacanthella intermedia*; 5 — *Acheroxenylla cretensis*; 6 — *Mesogastrura ojcoviensis*; 7 — *Hypogastrura viatica*; 8 — *H. manubrialis*; 9 — *Mesachorutes cionii*; 10 — *Ongulogastrura longisensilla*; 11 — *Orogastrura dilatata*; 12 — *Xenylogastrura octoculata*; 13 — *X. afurcata*; 14 — *Willemia denisi*; 15 — *Pseudacherontides zenkevitchi*; 16 — *Schoettella ununguiculata*. э — эмподиальный придаток

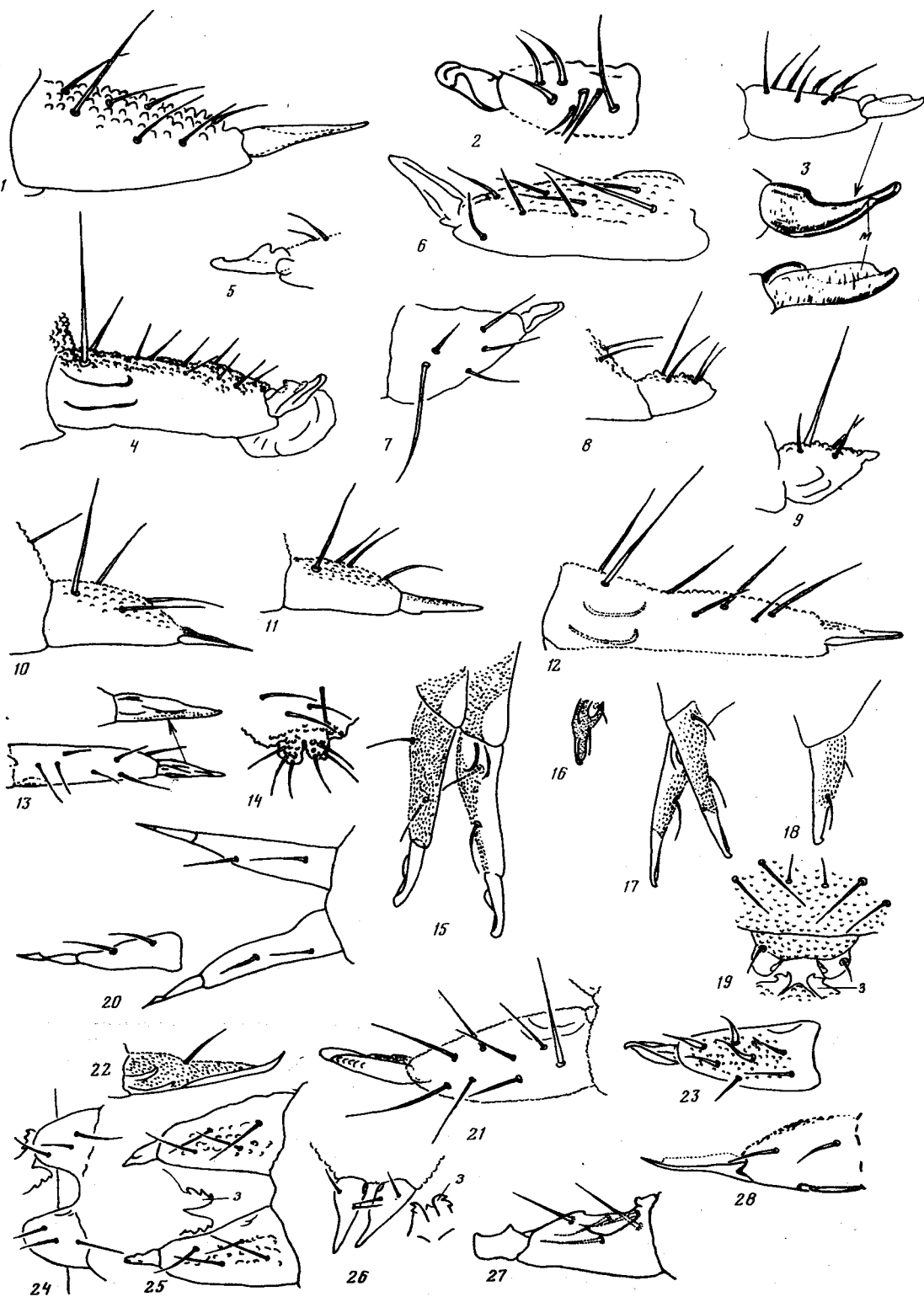


Рис. 39. Сем. Hypogastruridae. Денс и мукро (по Бенито и Мартинесу, Гама и Деарвану, Деллаи и Сабатини, Деарвану и Герсу, Деарвану и Диасу, Джанашвили, Дунгеру и Зивадинович, Кассаньо и Деарвану, Мартыновой, Носеку и Паолетти, Стаху, Йосии, Тибо и Массу, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру и ориг.)

1 — *Hypogastrura manubrialis*; 2 — *Ceratophysella denisana*; 3 — *Mucrella navicularis*; 4 — *Triacanthella perfecta*; 5 — *T. intermedia*; 6 — *Jacutogastrura silvatica*; 7 — *Schaefferia czernovi*; 8 — *S. emucronata*; 9 — *S. scossirolii*; 10 — *Mesogastrura ojcoviensis*; 11 — *Choreutina inermis*; 12 — *Mesachorutes cionii*; 13 — *Ongulogastrura longisensilla*; 14 — *Gulgastrura reticulosa*; 15 — *Xenylla schillei*; 16 — *X. breviscauda*; 17 — *X. maritima*; 18 — *X. brevisimilis*; 19 — *X. boernerii*; 20 — *Pseudacherontides zenkevitchi*; 21 — *Typhlogastrura morozovi*; 22 — *Acherontides hueteri*; 23 — *Microgastrura duodecimoculata*; 24 — *Orogastrura emucronata*; 25 — *O. pallida*; 26 — *Xenullogastrura octoculata*; 27 — *Stenogastrura hiemalis*; 28 — *Haloxenylla affinisformis*. з — зацепка; м — мукро

базальной ламеллой. Головчатых хет на тибиотарз. обычно нет, реже одна имеется. Прыг. вилка полная, на денс 7 хет, реже меньше (рис. 39,2). Мукро широкий, ложковидный, внешняя ламелла, как правило, с высоким треугольным выростом (рис. 39,2). Зацепка с 4+4 зубцами. Ан. шипы имеются, чаще крупные (рис. 34, 3).

Распространение: космополитный подрод; в СССР — по всей территории.

- 8. Дифференциация дорс. хет на макро-и микрохеты резкая (рис. 35,2,3) 9
 - Дифференциация дорс. хет слабо выражена (рис. 36,4; 37,2—4) 11
 - 9. На IV сегм. бр. хета p1 короче p2, на II сегм. гр., макрохета p2 сильно сдвинута вперед и расположена почти на уровне хет m-ряда (рис. 35,3) 10
 - На IV сегм. бр. хета p1 крупнее p2, на II сегм. гр. p2 на уровне хет r-ряда (рис. 35,2) 10
- Bonetogastrura Thibaud, 1975**

Типовой вид: *Typhlogastrura balazuci* Delamare Deboutteville, 1951

Габитус как у *Ceratophysella*. Пигментация обычно слабая, в виде отдельных пятен или отс. Дифференциация дорс. хет по типу *Ceratophysella* группы *armata*. На внешней лопасти максиллы 2 сублоб. волоска. 0—7 глазков¹ с каждой стороны головы, часто уменьшенного размера; характерна асимметрия и непостоянное число глазков даже в пределах одной популяции. ПАО из 3—8 лопастей, чаще 4-лопастной, лопасти иногда с вторичными выростами. Эмподий с широкой базальной ламеллой. Головчатые хеты отс. Прыг. вилка длинная, по типу *Typhlogastrura*, на денс 7—8 хет. Мукро обычно прямой, с низкими ламеллами, иногда с небольшим зубцом. Ан. шипы обычно длинные, чуть короче коготка. В основном пещерные формы, на севере в почве.

Распространение: голарктический род; в СССР — Крым, сев. районы Сибири и европейской части.

- 10. Прыг. вилка более или менее редуцирована (рис. 39, 7—9), на денс не более шести хет, чаще меньше; мукро имеется или отс., часто слит с денс **Schaefferia Absolon, 1900**

Син.: *Octomma* Willem, 1902; *Spelaeogastrura* Bonet, 1945

Типовой вид: *Schaefferia emucronata* Absolon, 1900

Пигмент развит, в виде отдельных пятен, иногда отс. Дифференциация дорс. хет по типу *Ceratophysella* группы *denticulata*, как на рис. 35, 3. На внешней лопасти максиллы один сублоб. волосок. 0—6 глазков с каждой стороны головы. ПАО 4-лопастной (типа *Ceratophysella*) (рис. 33, 17), реже многолопастной (типа *Typhlogastrura*) (рис. 33, 18). Эмподий с базальной ламеллой; головчатые хеты отс. Мукро короткий, иногда слит с денс или отс. Ан. шипы крупные. В основном в пещерах, иногда в почве.

Распространение: голарктический род; в СССР — северо-восток европейской части, Башкирия, север азиатской части.

- Прыг. вилка не редуцирована, на денс не менее шести хет, обычно 8; мукро крупный (рис. 39,21) **Typhlogastrura Bonet, 1930**

Типовой вид: *Hypogastrura (Typhlogastrura) mendisabali* Bonet, 1930

Пигмент развит слабо или отс. Габитус как у *Ceratophysella* (рис. 21, 5). Дифференциация дорс. хет по типу *Ceratophysella* группы *denticulata* (рис. 35, 3). На внешней лопасти максиллы один сублоб. волосок. Ус. иногда с более чем семью дорс. сенсиллами (рис. 32, 2), вентр. практически не выражены. ПАО обычно из более чем четырех лопастей, часто со вторичными выростами (рис. 33, 15, 16). 0—6 глазков. Эмподий с базальной ламеллой. Головчатые хеты отс. Прыг. вилка длинная, на денс 6—9 хет. Мукро крупный, прямой, с низкими ламеллами (рис. 39, 21). Зацепка

¹ В некоторых популяциях *B. cavicola* (Börner, 1901) глазков 8+8.

с 4+4 (5+5) зубцами. Ан. шипы длинные. Близок к Bonetogastrura, отличается в основном характером дифференциации дорс. хет. Пещерные формы.

Распространение: голарктический род; в СССР — Кавказ, Д. Восток.

11. Глаза отс., прыг. вилка полностью редуцирована 12
— Не менее двух глазков с каждой стороны головы; если без глаз, то вилка развита 13
12. Головчатые хеты на тибиотарз. обычно не развиты, если имеются, то не более одной на каждой ноге и коготок без внутр. зубцов (рис. 38, 14) 13

Willemia Börner, 1901

Типовой вид: *Willemia anophthalma* Börner, 1901

Мелкие формы (рис. 21, 3). Без глаз и пигмента. Дифференциация дорс. хет слабая, сенсорные хеты на теле, как правило, несколько расширены в средней части (рис. 37, 2). Грануляция покровов довольно крупная. Внешняя лопасть максилл без сублоб. волосков. Верхняя губа как с обычным для семейства числом хет (5, 5, 4) (рис. 31, 4), так и с уменьшенным (4, 5, 4) (рис. 31, 3). Число прелабральных хет варьирует от 2 до 4 (рис. 31, 3, 4). Сенсорные структуры усиков, как на рис. 32, 5, 6. ПАО из 3—15 лопастей, расположенных в виде розетки (рис. 33, 20, 21). Эмподий хетовидный (рис. 38, 14), реже отс. Прыг. вилка и зацепка полностью редуцированы. Небольшие ан. шипы имеются, реже отс.

Распространение: космополитный род; в СССР — вероятно, по всей территории.

- Головчатые хеты на тибиотарз. имеются, коготок с двумя внутр. крупными зубцами **Tafallia Bonet [1947]**

Син.: Hoffia Scott, 1961

Типовой вид: *Tafallia insularis* Bonet [1947]

Без глаз и пигмента. Дифференциация дорс. хет слабая, хеты часто зазубрены. Грануляция покровов грубая. ПАО из 4—9 лопастей, округлый (рис. 33, 22). Эмподий и прыг. вилка отс. На тибиотарз. всех ног по 3 головчатые хеты. Ан. шипы имеются.

Распространение: С. Америка.

13. Ан. шипы на VI сегм. бр. отс. 14
— Ан. шипы имеются 17
14. Мандибулы обычного строения с апик. зубцами (рис. 31, 10); хотя бы некоторые хеты м-ряда на груди и (или) IV сегм. бр., имеются (рис. 36, 4; 37, 4) 15
— Мандибулы тонкие, с небольшой молярной пластинкой и апикально без зубцов (рис. 31, 12); хеты м-ряда на тергитах отс. (рис. 37, 3) 15

Microgastrura Stach, 1922

Син.: Microgastrurella Massoud et Bellinger, 1963

Типовой вид: *Microgastrura duodecimoculata* Stach, 1922

Пигмент развит, габитус (рис. 21, 9). Дифференциация дорс. хет не выражена (рис. 37, 3). Мандибулы (рис. 31, 12) и папиллы нижней губы частично редуцированы. Внешняя лопасть максилл без сублоб. волосков (рис. 31, 7). Усики обычного строения, развиты как дорс. (рис. 32, 7), так и вентр. (рис. 32, 8) сенсиллы. 6+6 глазков. Головчатых хет нет. Эмподий имеется или отс. ПАО, как правило, 4-лопастной (рис. 33, 23). Прыг. вилка полная, на денс обычно 7 хет, некоторые из них часто расширены (рис. 39, 23). Зацепка с 4+4 зубцами. Ан. шипов нет.

Распространение: С. и Ц. Америка, Ю. Европа; СССР (Закавказье).

15. ПАО из 4—6 ясных лопастей (рис. 33, 28); прыг. вилка длинная, на денс не менее семи хет (рис. 39, 6, 13) 16
— ПАО простой, слегка подразделен на 4 (5) лопасти (рис. 33, 24); прыг. вилка несколько укорочена, на денс менее 5 хет (рис. 39, 10) 16

Mesogastrura Bonet, 1930

Типовой вид: *Hypogastrura (Mesogastrura) carpetana* Bonet, 1930

Пигмент развит слабо, обычно окрашены только глаза. Дифференциация дорс. хет слабая. На внешней лопасти максиллы 2 сублоб. волоска. 2—5 глазков с каждой стороны головы. Эмподий длинный, хетовидный, без базальной ламеллы (рис. 38, 6). На тибиотарз. по 2 слабо головчатые хеты. Прыг. вилка несколько короче усиков, денс дорс. обычно с четырьмя хетами. Мукро прямой (рис. 39, 10). Зацепка с 3+3 зубцами. Ан. шипов нет. Пещерные формы.

Распространение: Япония, Ц. и Ю. Европа.

16. Глаза и пигмент отс. **Ongulogastrura Thibaud et Massoud, 1983.**

Типовой вид: *Ongulogastrura longisensilla* Thibaud et Massoud, 1983

Без следов пигмента. Дифференциация дорс. хет слабая, сенсорные хеты на теле очень длинные (рис. 37, 4). Усики обычного строения. ПАО — 4-лопастной. Головчатых хет нет, коготок очень длинный и тонкий (значительно длиннее тибиотарзуса) (рис. 38, 10). Прыг. вилка длинная, на денс у типового вида 7 хет. Мукро типа Typhlogastrura (рис. 39, 13), без ясных ламелл. Близок к Jacutogastrura, практически отличается только строением коготка (адаптивный признак к обитанию в пещерах).

Распространение: Испания (монотипический род).

- Глаза имеются **Jacutogastrura Martynova, 1981**

Типовой вид: *Jacutogastrura silvatica* Martynova, 1981

Пигмент развит, расположен отдельными пятнами. Дифференциация хет слабая, сенсорные хеты утолщены у основания и бичевидные на конце. У единственного вида рода 3+3 глазка. ПАО в виде розетки, 5—6-лопастной (рис. 33, 28). Эмподий с широкой базальной ламеллой. Головчатые хеты отс. Прыг. вилка не укорочена, на денс у типового вида 8 хет. Мукро прямой, без ярко выраженных ламелл (рис. 39, 6). Ан. шипы отс.

Распространение: Якутия (монотипический род).

17. На денс 4 или менее хет 18
— На денс 6—8 хет (рис. 39, 12) **Mesachorutes Absolon, 1900**

Типовой вид: *Mesachorutes quadriocellatus* Absolon, 1900

Без пигмента. Дифференциация дорс. хет слабая. 0—2 глазка с каждой стороны головы. ПАО 4 (5—6)-лопастной, в виде розетки (рис. 33, 25). Эмподий без базальной ламеллы, головчатые хеты (по 1) обычно имеются (рис. 38, 9). Прыг. вилка длинная (рис. 39, 12). Зацепка с 3+3 (4—5) зубцами. Ан. шипы имеются. Пещерные формы.

Распространение: Ц. и Ю. Европа.

18. На денс дорс. 3—4 хеты (рис. 39, 24, 25), зацепка с 3+3 зубцами
Orogastrura Deharveng et Gers, 1979

Типовой вид: *Xenyllogastrura dilatata* Cassagnau, 1959

Пигмент развит. Алик. везикула на ус. простая, крупная; внутр. сенсиллы АО не скрыты в складке покровов (рис. 32, 13). Дифференциация дорс. хет слабая. 5—6 глазков с каждой стороны головы. ПАО 4-лопастной (рис. 33, 27). Эмподий без ламеллы, до 1/3 коготка (рис. 38, 11). Мукроденс типа Schaefferia, мукро редуцирован или отс. (рис. 39, 24, 25). Вентр. трубка с 4+4 или 5+5 хетами. Ан. шипы имеются.

Распространение: Ю. Европа (горы), С. Америка?

- На денс дорс. не более 1—2 хет или прыг. вилка отс.; зацепка, если имеется, с 2+2 зубцами **Xenyllogastrura Denis, 1932**

Типовой вид: *Xenyllogastrura pruvoti* Denis, 1932

Без пигмента, за исключением глазного пятна. Дифференциация дорс. хет слабая (рис. 36, 4). Алик. везикула на усиках простая, внутренние сенсиллы АО расположены в складке покровов (рис. 32, 14). Глазков — 2—4 с каждой стороны головы. ПАО 4-лопастной. Эмподий хетовидный, до 1/2 коготка (рис. 38, 12). Прыг. вилка, если имеется, то типа Xenylla (рис. 39, 26). Вентр. трубка с 6+6 хетами. Ан. шипы небольшие.

Распространение: Ю. Европа (горы).

19. Глаза имеются 20
— Глаза отс. 22
20. С каждой стороны головы 4—5 глазков; окраска обычно интенсивная 21
— 2+2 глазка; слегка окрашено только глазное поле **Acheroxenylla Ellis, 1976**

Типовой вид: *Acheroxenylla cretensis* Ellis, 1976

Дифференциация дорс. хет слабая. Сенсиллы на 4-м чл. ус. цилиндрические, как на рис. 32, 10. ПАО, эмподий и прыг. вилка отс. На тибиотарз. по 2 головчатые хеты (рис. 38, 5). Ан. шипы небольшие.

Распространение: о-в Крит (монотипический род).

21. Ан. шипы, как правило, имеются; головка максиллы обычного строения (рис. 31, 21, 22) **Xenylla Tullberg, 1869**

Син.: Propexenylla Salmon, 1944

Типовой вид: *Xenylla maritima* Tullberg, 1869

Пигмент развит, часто очень интенсивный, габитус — рис. 21, 7, 8. Дифференциация дорс. хет

обычно слабая. Субапик. сенсиллы на усиках, как правило, цилиндрические (рис. 32, 10). 5+5 глазков, очень редко 4+4. ПАО и эмподий отс. На внешней лопасти максиллы от 1 до 3 сублоб. волосков (рис. 31, 2, 8). Головчатые хеты на тибиях. (1—4) имеются (рис. 38, 2, 3). Прыг. вилка имеется, редко полностью редуцирована; мукро часто слит с денс; на мукроденс не более 2 хет (рис. 39, 15—19). Зацепка, если имеется, с 2+2 зубцами. Ан. шипы небольшие, очень редко отс. Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

— Ан. шипов нет; головка максиллы в виде стилета (рис. 31, 23), ламеллы гипертрофированы **Haloxenylla** Gama et Deharveng, 1984¹

Типовой вид: *Xenylla affiniformis* Stach, 1930
Близок к *Xenylla*. Характерно гипертрофированное развитие максилл (рис. 31, 23) и некоторая редукция апик. части мандибул (рис. 31, 12). Дифференциация дорс. хет слабая, вентр. хетотаксия по сравнению с *Xenylla* сильно редуцирована. АО несколько отличается от типичного: «защитная» сенсилла расположена между внутренними, а микросенсилла близка по размеру «защитным» (рис. 32, 9). 5+5 глазков. ПАО и эмподий отс. Головчатые хеты на тибиях. расположены как вентр., так и дорсально. Вентр. трубка только с 1+1 хетой. Мукроденс с 2 хетами (рис. 39, 28). Обитатели литорали.

Распространение: монотипический, вероятно, космополитный род (Европа, С. Америка, Африка?, Австралия).

22. Прыг. вилка (или рудимент) имеется (рис. 39, 14, 20, 22) 23
— Прыг. вилка отс. 25

23. На VI сегм. бр. имеются либо ан. шипы, либо утолщенные ан. щетинки (рис. 34, 7), покровы без сетчатого рисунка 24

— Ан. шипы или щетинки отс., покровы с ясным сетчатым рисунком (ретикуляция) (рис. 37, 5) **Gulgastrura** Yosii, 1966

Типовой вид: *Gulgastrura reticulosa* Yosii, 1966
Без глаз и пигмента. Габитус как у *Onychiurus*. Характерен сильный неохетоз. Апикально на 4-м чл. ус. около 30 мелких сенсилл (рис. 32, 12), АО отс. Верхняя губа с 4/3, 2, 2 хетами (рис. 31, 6). Эмподий и головчатые хеты отс. Рудимент прыг. вилки в виде 2 небольших бугорков, несущих 3+3 хеты (рис. 39, 14). Зацепка отс. Вентр. трубка более чем с 15+15 хетами. Пещеры. Распространение: п-ов Корея (монотипический род).

24. Мукро отс. или слит с денс; субапик. сенсиллы на 4-м чл. ус. цилиндрические (рис. 32, 11) **Acherontides** Bonet, 1945

Типовой вид: *Acherontides atoyacensis* Bonet, 1945
Форма тела как у *Xenylla*. Дифференциация дорс. хет слабая. Глаза, ПАО, пигмент и эмподий отс. Прыг. вилка имеется, но сильно редуцирована; на денс 1—2 хеты (рис. 39, 22). Головчатые хеты на тибиях. имеются. Ан. шипы есть. Пещеры и горные почвы. Распространение: Мексика, Перу, Кения, Румыния.

— Мукро отделен от денс; сенсиллы на 4-м чл. ус. конические, реже овальные (рис. 32, 16) **Pseudacherontides** Djanaschvili, 1971

Типовой вид: *Pseudacherontides zenkevitchi* Djanaschvili, 1971
Сходен с *Acherontides*. Основное отличие в степени развития прыг. вилки: на денс 1—3 хеты, мукро отделен от денс, часто с апик. зубцом (рис. 39, 20). Дифференциация дорс. хет слабая (рис. 36, 5). Коготок — рис. 38, 15. На месте ан. шипов чаще утолщенные щетинки (рис. 34, 7), реже настоящие шипы. Пещерные формы.

Распространение: Япония, Афганистан; СССР (Азербайджан, Туркмения).

25. АО обычного для семейства строения (рис. 32, 15) 26
— АО сложный, с защитными кутикулярными папиллами (рис. 32, 17)

. **Acherongia** Massoud et Thibaud, 1985

Типовой вид: *Acherongia minima* Massoud et Thibaud, 1985
Очень мелкие формы. Габитус как у *Tullbergiinae*. Глаза, ПАО, пигмент, прыг. вилка, эмподий полностью отс. АО состоит из 1—2 сенсилл и нескольких защитных папилл (рис. 32, 17). Диф-

¹ Недавно (Culik, Deharveng, 1986) было высказано предположение, что *Xenylla mangle* Murphy, 1965 (типовой вид подрода *Paraxenylla*) является синонимом *X. affiniformis*. Если это подтвердится, то *Haloxenylla* будет младшим синонимом *Paraxenylla* Murphy, 1965. К сожалению, никаких доказательств этого в работе не приведено.

ференциация дорс. хет слабая (рис. 37, 1), характерно наличие 2+2 сенсорных хет на каждом сегм. тела (на бр. вторая пара — вентрально). Ан. шипы имеются.

Распространение: Ц. и Ю. Европа.

26. Ан. шипы отс.; субапик. сенсиллы на усиках, как правило, сферические (рис. 32, 15) **Acherontiella** Absolon, 1913

Типовой вид: *Acherontiella onychiuriformis* Absolon, 1913
Габитус как у *Xenylla*. Дифференциация дорс. хет слабая. Хеты апик. ряда на верхней губе часто расширены. ПАО, пигмент, эмподий, прыг. вилка и ан. шипы отс. Пещерные формы. Распространение: Мексика, Ю. Европа, С. и Ц. Африка; СССР (Азербайджан).

— Ан. шипы имеются; сенсиллы на усиках цилиндрические, реже сферические **Acherontellina** Salmon, 1964

Типовой вид: *Acherontiella sabina* Bonet, 1945
Сходен с *Acherontiella*. Единственное отличие — наличие ан. шипов. Пещеры и горные почвы. Распространение: Европа (Средиземноморье), Ц. и С. Америка.

В таблицу не включены четыре монотипических североамериканских рода, так как их систематическое положение неясно: *Anachorutes* Bagnall, 1949; *Stachiomella* Wray, 1957; *Neobeckerella* Wray, 1952; *Cosberella* Wray, 1963.

СЕМЕЙСТВО ONYCHIURIDAE

(Сост. Г. М. Ханисламова)

Семейство объединяет подуроморфных ногохвосток, имеющих грызущий ротовой аппарат и сложно устроенный антеннальный орган на 3-м членике усиков. Кроме того, для подавляющего большинства представителей семейства характерно наличие своеобразных кутикулярных структур — ложных глазков (псевдоцелл).

Тело обычно более или менее удлинено, цилиндрическое, все сегменты тела разделены (рис. 22). VI сегмент брюшка с анальными шипами, реже без них. Как правило, без пигмента, иногда желтые или оранжево-красные (некоторые *Protaphogura*) или темно-сине-фиолетовые (некоторые *Tetrodonthophorinae*). Грануляция покровов, как и у большинства других *Poduromorpha*, довольно крупная, иногда очень крупная (*Kalaphogura*, *Psyllaphogura*, *Probolaphogura*). У большинства *Onychiuridae* на голове, груди и I—V сегментах брюшка и иногда на коках ног имеются ложные глазки, они отсутствуют (или видны лишь в электронный микроскоп) только в небольшом подсемействе *Pachytullbergiinae*.

Расположение ложных глазков обозначается псевдоцеллярной формулой, в которой указано количество глазков для половины тела. Например, псевдоцеллярная формула *Protaphogura agmata* 33/023/33343, т.е. 3 глазка у основания усиков, 3 — на заднем крае головы, 0,2 и 3 — соответственно на I, II и III сегментах груди и 3, 3, 3, 4 и 3 — на I—V сегментах брюшка. Аналогичная формула составляется и для вентральной поверхности тела, но число псевдоцелл там меньше. Строение ложных глазков в пределах семейства варьирует (рис. 43, 3—7). Иногда из-за крупной грануляции тела или (и) отсутствия хитинового кольца псевдоцеллы могут быть плохо заметны, например у *Psyllaphogura*, *Kalaphogura*, некоторых *Tullbergiinae*.

Строение ротового аппарата в пределах семейства сходно с большинством других групп с грызущим ротовым аппаратом, редко несколько модифицировано (*Ussuriaphogura*) (рис. 43, 1, 2).

Усики 4-члениковые, относительно короткие. Сенсорные структуры на 4-м членике усиков аналогичны таковым у других *Poduromorpha* (рис. 42). АО на 3-м членике сложного строения, обычно защищен кутикулярными папиллами или складкой покровов (рис. 41; 42). Среди сенсорных элементов различают внутренние — обычно палочковидные (сенсорные палочки) и внешние — чаще расширенные, колбовидные, иногда гроздевидные (сенсорные колбочки). У ряда форм *Tullbergiinae* расширенные сенсиллы (обыч-

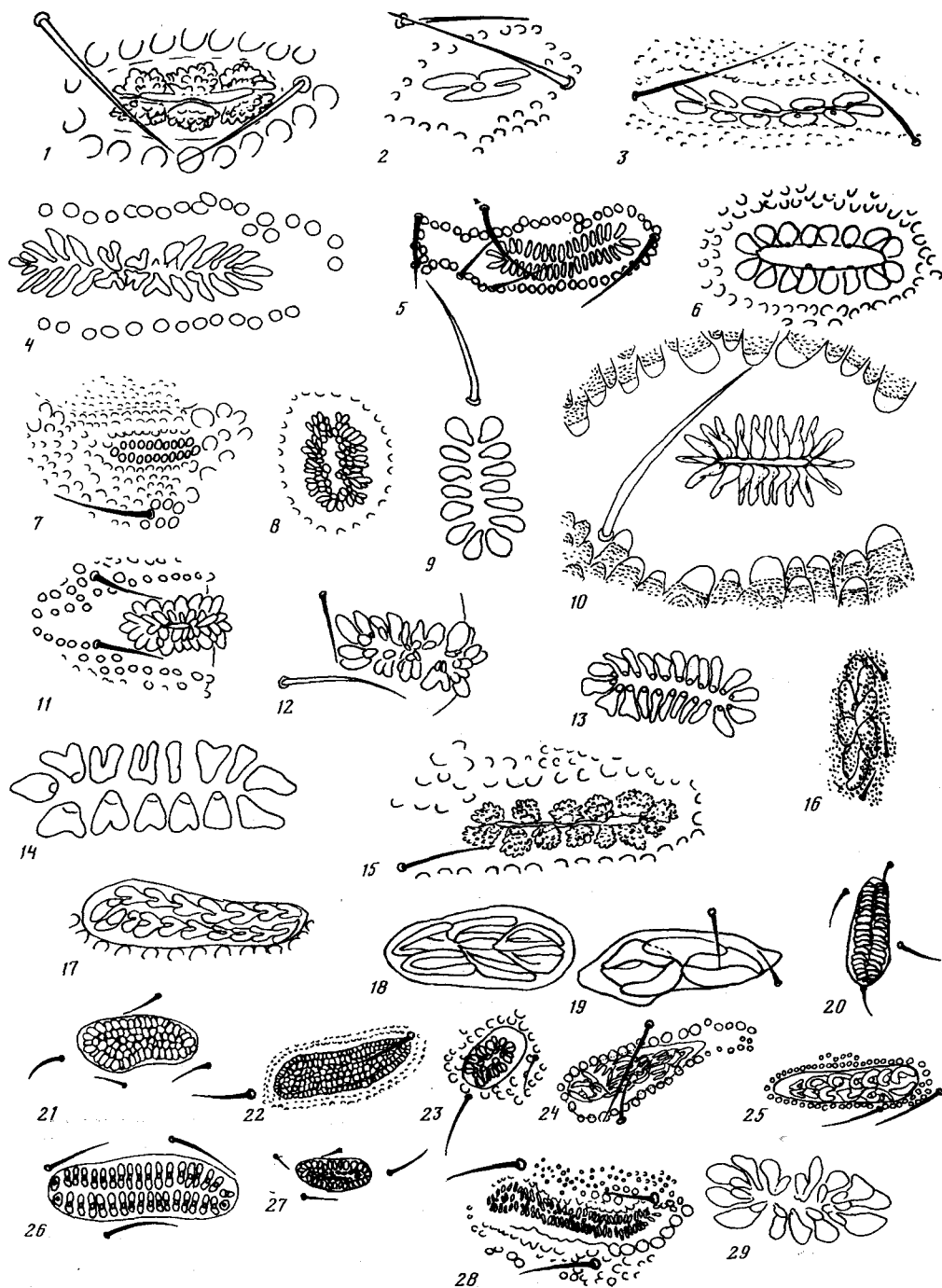


Рис. 40. Сем. Onychiuridae. ПАО (по Дунгеру, Йосии, Мартыновой, Полиссе, Петерсену, Русеку, Стаху, Христиансену и Беллинджеру и ориг.)

1 — *Paronychiurus* sp.; 2 — *Oligaphorura schoetti*; 3 — *Hymenaphorura sibirica*; 4 — *H. orientalis*; 5 — *Protaphorura campata*; 6 — *Tetrodonthophora bielensis*; 7 — *Homaloproctus sauteri*; 8 — *Lophognathella choreutes*; 9 — *Ussuriaphorura pluripseudocellata*; 10 — *Probolaphorura sachalinensis*; 11 — *Psyllaphorura obesa*; 12 — *P. sensillifera*; 13 — *P. okafujii*; 14 — *Uralaphorura schilovi*; 15 — *Onychiurus rectopapillatus*; 16 — *Sensiphorura marshalli*; 17 — *Metaphorura bipartita*; 18 — *Wankeliella pongei*; 19 — *Karlstejnina si-*

но 1) имеются и на вентральной стороне 3-го чл. ус. (рис. 42). Форма сенсорных элементов АО варьирует (рис. 41).

Глаза у всех представителей семейства отсутствуют.

Постантеннальный орган чаще удлиненный, состоит из различного числа лопастей (иногда их много, до 150), расположенных двумя или большим числом рядов вдоль длинной оси органа, реже ПАО в виде розетки или овала. ПАО отсутствует только в монотипическом африканском роде *Paleotullbergia*. Строение отдельных лопастей ПАО в пределах семейства очень изменчиво (рис. 40).

Коготок обычного для подотряда строения, реже видоизменен (рис. 43, 8—12). Эмподийный придаток имеется, иногда частично или полностью редуцирован (*Tullbergiinae*). Базальная ламелла, если имеется, то обычно узкая. Тибиотарзальные головчатые хеты развиты лишь у немногих форм (*Uralaphorura*).

Прыгательная вилка, как правило, отсутствует или рудиментарна (рис. 43, 16—19), реже хорошо развита (*Tetrodonthophorinae*) (рис. 43, 13—15).

Самцы некоторых видов на вентральной поверхности II и III сегмента брюшка имеют брюшной орган в виде небольших видоизмененных хет, шипиков, сосочков (рис. 43, 20—22). У ряда форм этот орган имеет эпитокную природу, т.е. имеется только у размножающихся особей (Fjellberg, 1973).

Традиционно для установления родового статуса внутри семейства наиболее широко используется тонкое строение АО (число и форма сенсилл, направление их наклона; строение защитных структур), ПАО (форма и число лопастей, их расположение), характер редукции прыгательной вилки, грануляция покровов.

В целом сем. *Onychiuridae* на современном уровне серьезной ревизии не подвергалось. Однако в последние годы отдельные подсемейства пополнились большим числом довольно узких родов (*Scaphaphorura*, *Probolaphorura*, *Karlstejnina*, *Doutnacia*, *Marcuzziella*, *Uralaphorura* и др.). В связи с этим статус многих более старых родов и подродов, приводимых в определителях европейской фауны (Stach, 1954; Gisin, 1960; Palissa, 1964), требует, по нашему мнению, пересмотра. В настоящих определительных таблицах мы принимаем рода в узком понимании (в основном в объеме Сальмона) (Salmon, 1964), дополнив их вновь описанными.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ

1. Ложные глазки имеются (обычно лучше различимы у основания усиков и по заднему краю V сегм. бр.) 2
— Ложные глазки отс. (или не видны в световой микроскоп) ***Pachytullbergiinae***
2. Прыг. вилка отс. или рудиментарна — в виде непарной складки или парных бугорков. Тело обычно без пигмента, белого цвета, редко желтое или оранжево-красное . . . 3
— Прыг. вилка хорошо развита (рис. 43, 13—15). Особи интенсивно пигментированы, серо- или сине-фиолетовые или буро-черные ***Tetrodonthophorinae***
3. АО с 2 прямостоящими или изогнутыми в одном направлении сенс. колбочками (рис. 41, 5—10), защитные папиллы (обычно 4—6) имеются. Эмподий имеется, часто длинный, хетовидный (рис. 43, 8, 11). Тело относительно широкое, цилиндрическое (рис. 22, 2—4, 8, 9). Обычно крупные формы (1—4 мм) ***Onychiurinae***
— АО с 1 (рис. 41, 13), 2 (рис. 41, 14—15) или 3 (рис. 41, 11; 42, 4) сенс. колбочками; если колбочек больше одной, то две из них обращены вершинами друг к другу. АО открытый или защищен кутикулярной складкой, реже с 1—3 кутикулярными папиллами. Эмподий короткий или отс. (рис. 43, 9—10). Тело вытянутое, довольно узкое (рис. 22, 6, 7). Мелкие, обычно менее 1 мм ***Tullbergiinae***

birica; 20 — *Mesaphorura krausbaueri*; 21 — *Multivesicula giljarovi*; 22 — *Scaphaphorura arenaria*; 23 — *Neonaphorura moravica*; 24, 25 — *Marcuzziella tripartita* (25 — ювенильная особь); 26 — *Doutnacia xerophila*; 27 — *Granuliphorura obtusochaeta*; 28 — *Chaetaphorura vancouverica*; 29 — *Kalaphorura bermani*

Небольшое подсемейство, характерная особенность которого — отсутствие видимых в световой микроскоп ложных глазков. В Голарктике 1 монотипический род — *Sensiphorura*. Кроме того, известны еще два монотипических рода из тропических областей Африки (*Paleotullbergia* Delamare Deboutteville, 1951) и Ю. Америки (*Pachytullbergia* Bonet, 1947).

Род *Sensiphorura* Rusek, 1976

Типовой вид: *Sensiphorura marshalli* Rusek, 1976

Габитус сходен с *Willemia*. Белые. Мелкие — 0,5 мм. Ложные глазки имеются, но не видны в световой микроскоп. Сенсиллы, расположенные на некоторых сегм. тела, расширенные, пламевид-

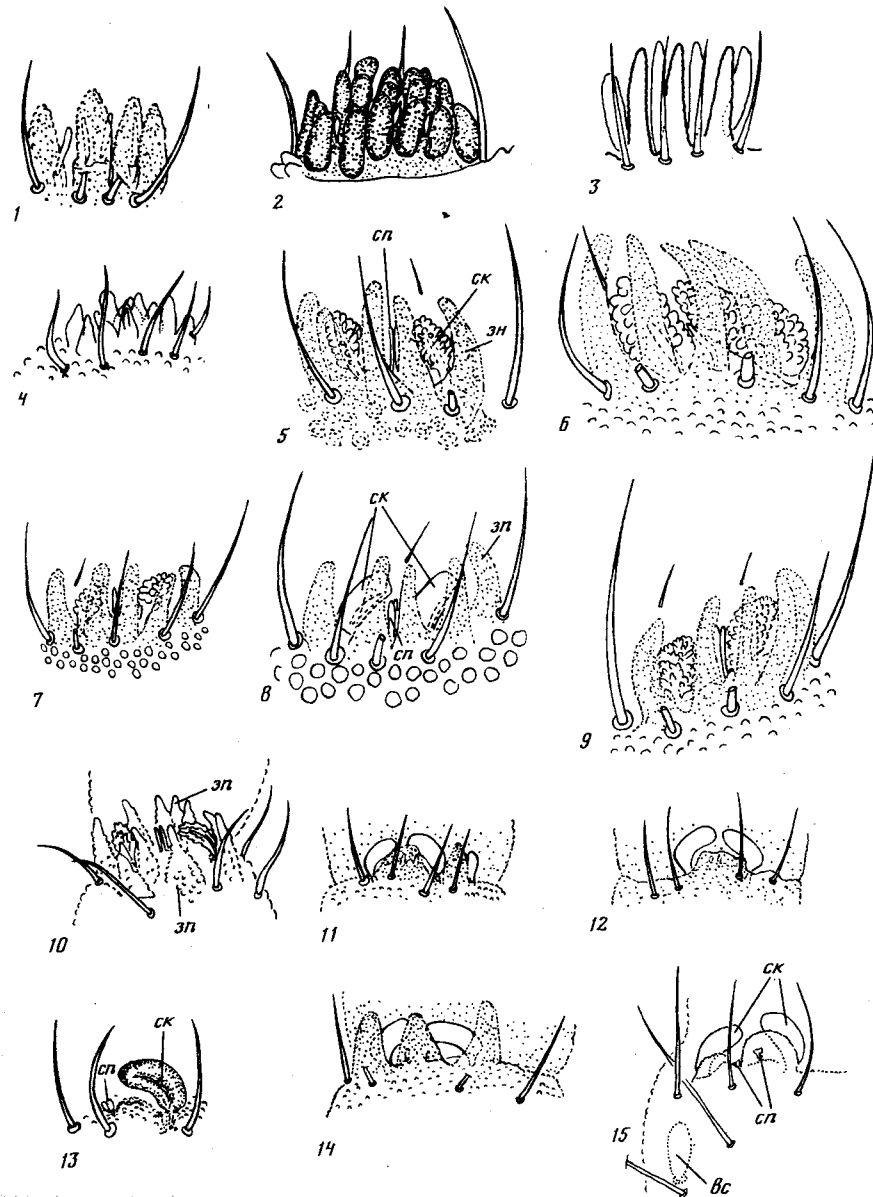


Рис. 41. Сем. Onychiuridae. АО (по Гизину, Йосии, Мартыновой, Петерсену, Русеку, Стаху, Тибо и Массу и ориг.)

1 — *Ussuriaphorura pluripseudocellata*; 2 — *Tetrodonthophora bielensis*; 3 — *Lophognathella choreutes*; 4 — *Homaloproctus sauteri*; 5 — *Hymenaphorura sibirica*; 6 — *Oligaphorura schoetti*; 7 — *Paronychiurus granulosus*; 8 — *Onychiurus ambulans*; 9 — *Protaphorura armata*; 10 — *Ongulonychiurus colpus*; 11 — *Stenaphorura quadrispina*; 12 — *Mesaphorura ghilarovi*; 13 — *Scaphaphorura arenaria*; 14 — *Metaphorura affinis*; 15 — *Paratullbergia* sp. СК — сенсорные колбочки; СП — сенсорные палочки; ЗП — защитные папиллы; ВС — вентр. сенсилла

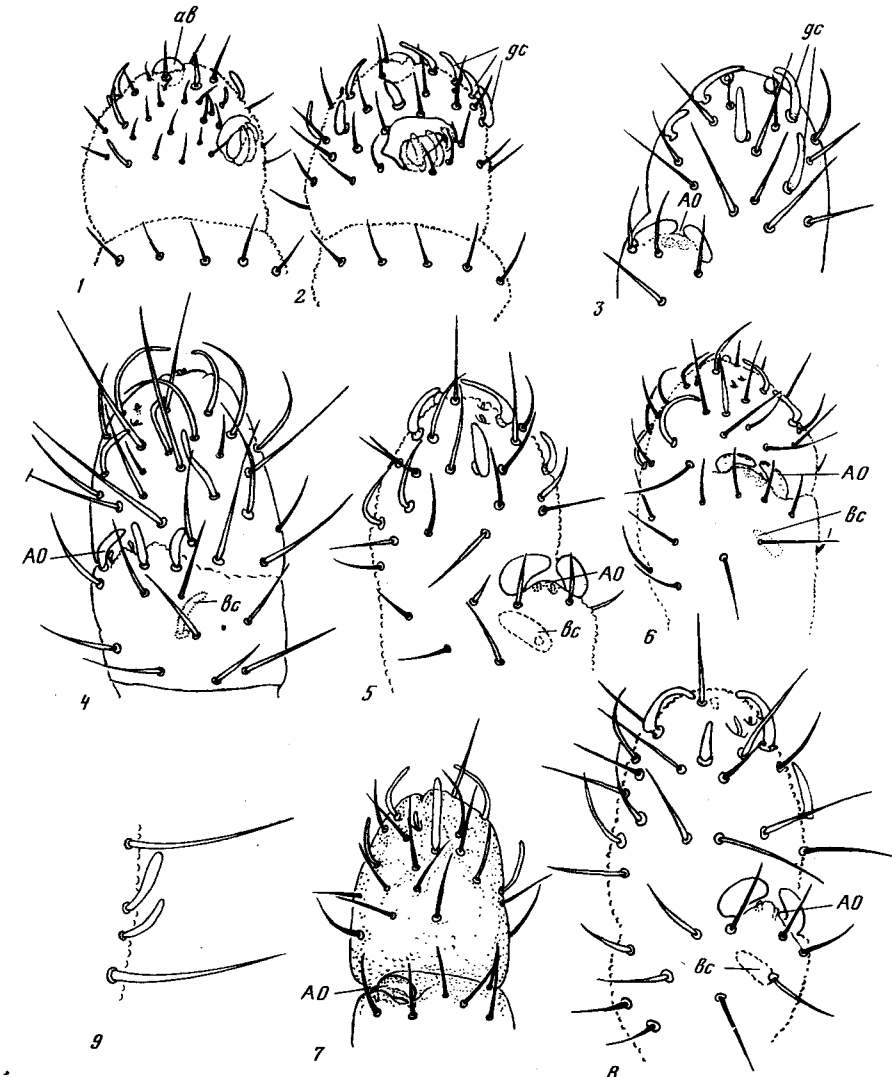
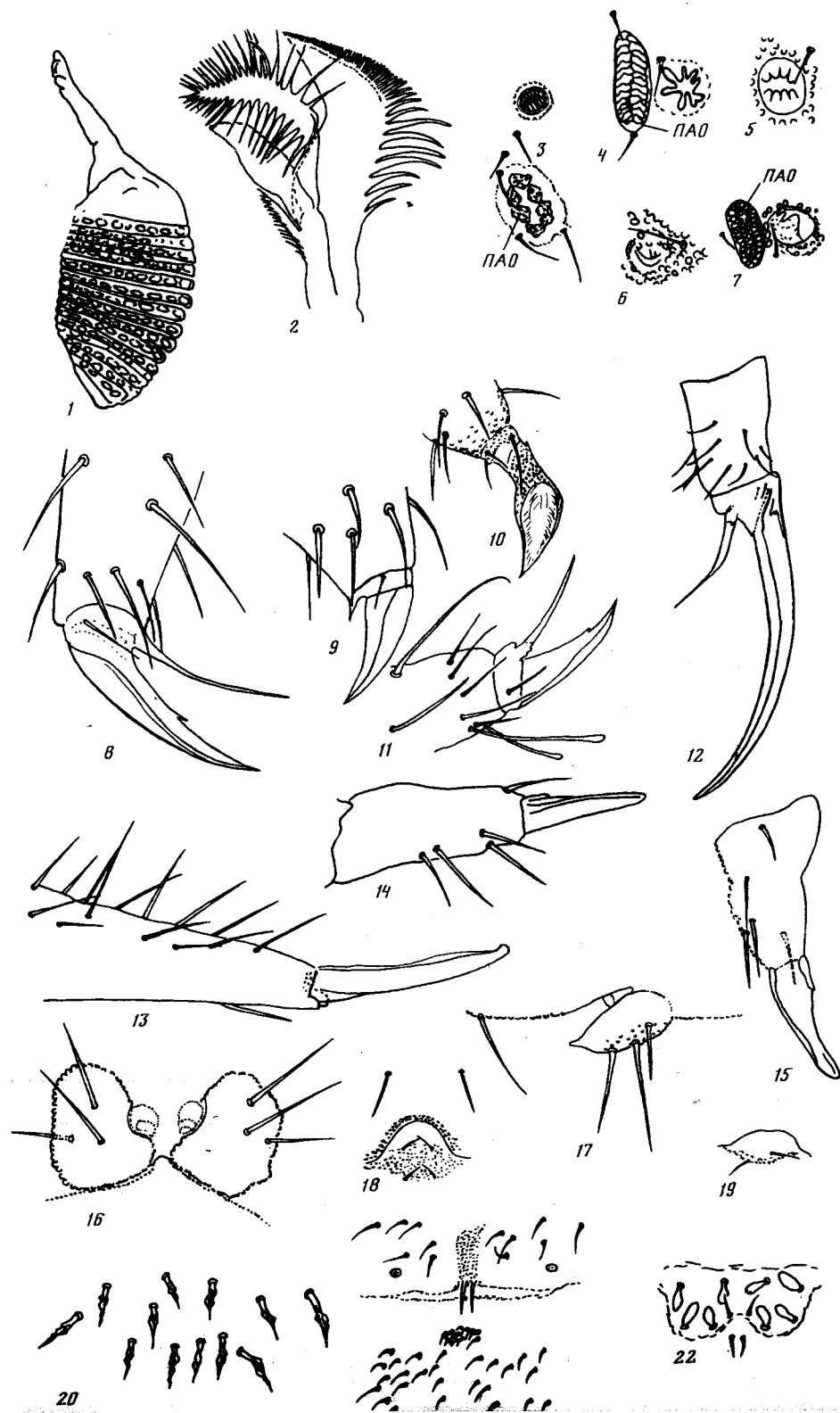


Рис. 42. Сем. Onychiuridae. 3-й и 4-й членики усика (по Дзарвану, Мартыновой, Петерсену, Русеку, Стаху)

1, 2 — *Sensiphorura marshalli* (1 — с вентр. стороны, 2 — с дорс. стороны); 3 — *Mesaphorura krausbaueri*; 4 — *Tullbergia antarctica*; 5 — *Multivesicula giljarovi*; 6 — *Chaetophorura vancouverica*; 7 — *Scaphaphorura arenaria*; 8 — *Karlstejnina sibirica*; 9 — дорс. сенсиллы 4-го чл. ус. *Psyllaphorura sensillifera*. аВ — апик. везикула; ГС — дорс. сенсиллы; ВС — вентр. сенсилла



ные. 3-й и 4-й чл. ус. слиты (рис. 42, 1, 2). На 4-м чл. ус. имеются крупная апик. везикула, 8 дорс., 4 вентр. крупные сенсиллы и 2 более мелкие. АО состоит из 2 частей (рис. 42, 1, 2): дорс. (одна крупная сенс. колбочка, небольшая сенс. палочка и 5 защитных папилл) и вентр. (1 крупная колбочка, небольшая сенс. палочка и 3 защитных папилл). ПАО расположен в углублении покровов, состоит из 8 простых лопастей (рис. 40, 16). Эмподий очень короткий. Без следов прыг. вилок. VI сегм. бр. с 2 ан. шипами.

Распространение: Канада.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETRODONTOPHORINAE

Определительная таблица родов

1. АО с 10—17 папиллами, расположенными в 2—3 ряда (рис. 41, 2). Денс с 8—14 хетами на дорс. поверхности, головка максиллы не модифицирована 2
- АО с 3—6 папиллами, расположенными в 1 ряд. Денс с меньшим числом хет на дорс. поверхности. Головка максиллы модифицирована (рис. 43, 2) 3
2. ПАО с 12—16 округлыми лопастями. Денс на дорс. поверхности с 11—14 хетами. Заднелатеральные края V и VI сегм. бр. с угловидными выступами (рис. 44, 9) **Tetrodonthophora** Reuter, 1882

Типовой вид: *Tetrodonthophora gigas* Reuter, 1882

Тело широкое, слегка сплюснутое дорсовентрально, с интенсивным пигментом, от темно-серого до сине-фиолетового, фиксированные спиртом особи розово-красные. Крупные — 5—7 мм. С характерной грануляцией, образующей на латер. частях тергитов поля из очень грубых гранул, особенно на последнем бр. сегм., и с более мелкой грануляцией на голове и в медильной части тергитов. Тело покрыто короткими гладкими хетами. АО состоит из большого числа кутикулярных папилл с очень тонкой грануляцией, расположенных в 2—3 ряда, 2 маленьких в виде пламени свечи сенс. палочек, 2 узкоцилиндрических сенс. колбочек и 4 защитных хет (рис. 41, 2). ПАО с 12—16 простыми лопастями, расположенными в 2 параллельных ряда (рис. 40, 6). Ложных глазков на теле немного. Коготок с большим латер. и 1 внутр. зубцом, эмподий постепенно суживающийся, с узкой ламеллой. Прыг. вилка хорошо развита (рис. 43, 13), мукро длинный, ясно отделен от денс, со слабо выраженным апик. зубчиком. Денс на дорс. стороне с 11—14 хетами, на вентр. стороне с 1 апик. хетой. Зацепка с 3+3 зубцами. VI сегм. бр. узкий, слит в медильной части с V сегм. бр. Латер. углы на V и VI сегм. бр. вытянуты назад в форме маленьких треугольных выростов (рис. 44, 9). Выросты на VI сегм. бр. с очень мелкими грануловидными ан. шипами.

Распространение: Ц. Европа; СССР (Карпаты, Прикарпатье).

- ПАО с 18—22 грануловидными лопастями (рис. 40, 7). Денс на дорс. поверхности с 8—10 хетами. V и VI сегм. бр. без угловидных выступов

Homaloproctus Börner, 1909

Типовой вид: *Homaloproctus sauteri* Börner, 1909

Латер. края последних бр. сегм. округлые. АО с 10—17 папиллами, расположенными в 3 ряда (рис. 41, 4). 4-й чл. ус. с 6 папиллами на вершине. ПАО из 18—22 слабо дифференцированных гранул (рис. 40, 7). Денс с 8—10 хетами на дорс. поверхности. V сегм. бр. ясно отделен от VI сегм.

Распространение: Япония.

3. В АО сенс. элементы несколько длиннее защитных папилл (рис. 41, 3). ПАО состоит из лопастей, объединенных в плотные гроздевидные комки (рис. 40, 8). II сегм. гр.—IV сегм. бр. самое большее с 4+4 ложными глазками

Lophognathella Börner, 1908

Рис. 43. Сем. Onychiuridae. Детали строения (по Йосии, Дунгеру, Мартыновой, Петерсену, Русеку, Тибо и Массу)

1, 2 — *Ussuriaphorura pluripseudocellata*: 1 — мандибула, 2 — максилла; 3—7 — ложный глазок; 3 — *Onychiurus*, 4 — *Mesaphorura*, 5 — *Multivesicula*, 6 — *Chaetophorura*, 7 — *Granuliphorura*; 8—12 — дист. часть 3-й пары ног: 8 — *Protaphorura armata*, 9 — *Mesaphorura krausbaueri*, 10 — *Scaphaphorura arenaria*, 11 — *Uralaphorura schilovi*, 12 — *Ongulonychiurus colpus*; 13—19 — прыг. вилка: 13 — *Tetrodonthophora bielensis*, 14 — *Lophognathella choreutes*, 15 — *Ussuriaphorura pluripseudocellata*, 16 — *Probolaphorura sachalinensis*, 17 — *Protaphorura furcifera*, 18 — *P. campata*, 19 — *P. jascutica*; 20—22 — брюшной орган самца: 20 — *Onychiurus nervosus* (III сегм. бр.), 21 — *O. circulans* (II—III сегм. бр.), 22 — *O. volinensis* (IV сегм. бр.)

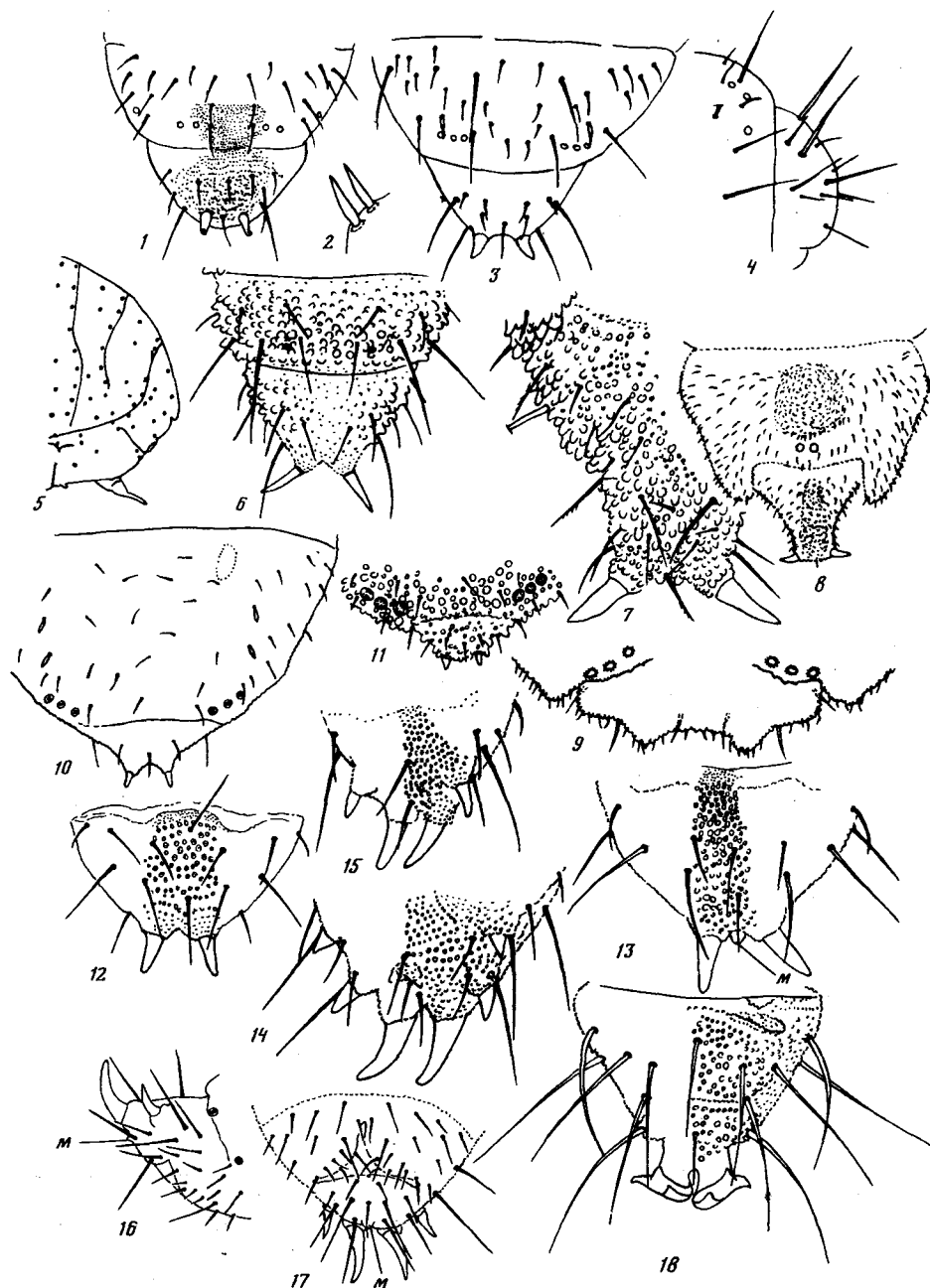


Рис. 44. Сем. Onychiuridae. Апикальная часть брюшка (по Гизину, Дунгеру, Йосии, Мартыновой, Стебаевой, Стаху, Палиссе, Фьелльбергу, Русеку и ориг.)

1 — *Oligaphorura groenlandica*; 2 — *O. absoloni*; 3 — *Protaphorura pseudovanderdrifti*; 4 — *Onychiurus franzi*; 5 — *Ussuriaphorura pluripseudocellata*; 6 — *Kalaphorura carpenteri*; 7 — *Probotaphorura plumosetosa*; 8 — *P. sachalinensis*; 9 — *Tetradontophora bielensis*; 10 — *Psyllaphorura okafuji*; 11 — *P. martynovae*; 12 — *Mesaphorura ghilarovi*; 13 — *Metaphorura affinis*; 14 — *Neonaphorura adulta*; 15 — *Stenaphorura quadrispina*; 16, 17 — *Marcuzziella tripartita* (16 — вид сбоку, 17 — снизу); 18 — *Neotullbergia crassiuspis*. м — медиальный вырост

Типовой вид: *Lophognathella choreutes* Börner, 1908

Тело грушевидное, до 2 мм, с темно-синим или черным пигментом на желтоватом фоне, с мелкой грануляцией. Рот. части модифицированы. 4-й чл. ус. без апик. папиллы. АО с 4 защитными хетами, 3 (редко 4) тонкими папиллами, 2 удлиненными сенс. палочками и 2 удлиненными гранулированными сенс. колбочками (рис. 41, 3). ПАО относительно короткий, в 2 раза длиннее диаметра ложного глазка, содержит около 10 сильно расчлененных лопастей (рис. 40, 8). Эмподий с ясной внутр. ламеллой. Вентр. трубка с большим числом хет. Манубрий на вентр. поверхности без хет. Денс с 4 хетами на дорс. и 1 субапик. хетой на вентр. поверхности (рис. 43, 14). Зацепка с 3+3 зубцами. Ан. шипы отс.

Распространение: Япония, С. Америка.

— В АО сенс. элементы короче защитных папилл (рис. 41, 1). Лопастей в ПАО простые (рис. 40, 9). II сегм. гр.—IV сегм. бр. с большим числом ложных глазков — от 11+11 до 16+16 (рис. 44, 5) **Ussuriaphorura** Martynova, 1979

Типовой вид: *Ussuriaphorura pluripseudocellata* Martynova, 1979

Тело округлое, конец бр. закругленный, без выростов (рис. 44, 5). Окраска сине-фиолетовая. Размеры 1,2—1,5 мм. Рот. части модифицированы (рис. 43, 1, 2). Грануляция покровов довольно равномерная. Хеты на голове и дорс. поверхности тела короткие, без резкой дифференциации по длине. С большим числом ложных глазков на дорс. и вентр. поверхности тела. АО с 4 крупными защитными хетами, 4 папиллами, 2 короткими сенс. палочками и 2 узкими колбочками (рис. 41, 1). ПАО из 14 овальных лопастей, расположенных перпендикулярно его продольной оси (рис. 40, 9). V и VI сегм. бр. слиты. Коготок с хорошо развитым эмподием. Прыг. вилка с длинным мукро (рис. 43, 15), денс с 4 хетами на дорс. и 1 субапик. хетой на вентр. стороне. Зацепка с 3+3 зубцами. Ан. шипы отс.

Распространение: СССР (Приморье).

ПОДСЕМЕЙСТВО ONYCHIURINAE

Определительная таблица родов

1. ПАО с большим числом простых или «сложных» лопастей 2
- ПАО с 3—5 простыми лопастями (рис. 40, 2) **Oligaphorura** Bagnall, 1949

Син.: *Archaphorura* Bagnall, 1949; *Micraphorura* Bagnall, 1949; *Dimorphaphorura* Bagnall, 1949; *Affinichius* Stach, 1954

Типовой вид: *Lipura groenlandica* Tullberg, 1876

Белые, довольно мелкие — 0,7—0,8, редко до 2 мм. Грануляция относительно мелкая, обычно усиливающаяся на VI сегм. бр. АО с 4—5 защитными хетами, 4—5 папиллами, 2 сенс. палочками и 2 округлыми сенс. колбочками, иногда гранулированными или с внутр. каналом (рис. 41, 6). Лопастей ПАО в количестве 3—4, реже 5, расположены розетковидно, иногда лопастей ориентированы вдоль оси органа. Коготок без зубцов, эмподий с базальной ламеллой или без нее в виде тонкой щетинки. Прыг. вилка отс. или в виде непарной складки. Ан. шипы обычно небольшие, прямые или слабо изогнутые, часто без папилл, иногда суженные в основании (рис. 44, 1, 2). Самцы без бр. органа.

Распространение: голарктический род; в СССР — по всей территории.

2. Прыг. вилка обычно отс. или в виде рудимента — непарной складки или непарного бугорка (рис. 43, 18, 19). Если рудимент прыг. вилки в виде парных бугорков, несущих хеты (*Protaphorura furcifera*) (рис. 43, 17), то покровы с более или менее умеренной грануляцией, усиливающейся иногда лишь на голове и последних сегм. бр. Ложные глазки с ясными хитиновыми границами (рис. 43, 3) 5
- Рудимент прыг. вилки в виде крупных парных бугорков с 2—4 хетами на каждом (рис. 43, 16). Покровы обычно сильно гранулированы, кутикулярные гранулы образуют папилловидные бугры и крючковидные выросты (рис. 44, 6—8). Ложные глазки без ясных хитиновых границ, часто плохо различимы 3
3. V сегм. бр. с длинными заднелатеральными выростами, достигающими примерно до середины VI сегм. бр. Последний удлинен, резко сужен на конце и на 1/3 скрыт под V сегм. (рис. 44, 7, 8) **Probotaphorura** Dunger, 1977

Типовой вид: *Probotaphorura sachalinensis* Dunger, 1977

Тело стройное, вытянутое, от 1,1 до 3,5 мм. Белые. Покровы с очень сильной грануляцией,

гранулы в виде папилловидных бугров и крючковидных выростов. Наиболее крупные гранулы расположены в центральной части I-го и 2-го чл. ус., на латер. частях головы и бр. и на дорс. поверхности вдоль средней линии. V и VI сегм. бр. в медиальной части с непарными крупногранулированными полями, иногда парные крупногранулированные поля имеются на первых 4 сегм. бр. С большим числом недифференцированных коротких хет на дорс. поверхности тела. АО с 5 защитными хетами, 5—6 защитными папиллами, 2 гроздевидными колбочками и 2 сенс. палочками. ПАО из 22—24 лопастей, расположенных перпендикулярно оси органа, с лопастевидным расширением у основания (рис. 40, 10). Коготок без зубцов, эмподий с узкой ламеллой. Прыг. вилка в виде крупных парных бугорков с 3 хетами на каждом (рис. 43, 16). V и VI сегм. бр. характерного строения (рис. 44, 7, 8). Ан. шипы имеются.

Распространение: СССР (Сахалин, Магаданская обл., Д. Восток).

— V сегм. бр. без заднелатеральных выростов. VI сегм. бр. без резкого сужения на конце 4

4. Тело относительно широкое, слегка уплощенное в дорсентр. направлении. VI сегм. бр. укороченный, в 3—7 раз короче V сегм. бр., иногда частично прикрыт им (рис. 44, 10, 11). С большим числом утолщенных сенсилл на 4-м чл. ус. (рис. 42, 9)

Psyllaphorura Bagnall, 1948

Типовой вид: *Onychiurus obesus* Mills, 1934

Белые или светло-желтые, от 1,2 до 2 мм. Грануляция покровов обычно крупная. Хеты на теле без резкой дифференциации по длине. С небольшим числом обычно трудноразличимых ложных глазков. АО с гладкими округлыми или воронковидными колбочками. ПАО с овальными, чаще расширенными или разветвленными у основания лопастями или лопасти многократно разделены и выглядят сплошной массой (рис. 40, 11—13). Прыг. вилка в форме 2 округлых бугорков с 2—3 хетами на каждом. Ан. шипы обычно небольшие. Некоторые виды — в пещерах.

Распространение: Япония, С. Америка; СССР (Д. Восток, Сибирь, вост. районы европейской части).

— Тело удлиненное, после III сегм. бр. постепенно суживающееся к концу. VI сегм. бр. длинный, иногда превышает по длине V сегм. (рис. 44, 6). 4-й чл. ус. без утолщенных сенсилл **Kalaphorura** Absolon, 1901

Типовой вид: *Aphorura paradoxa* Schäffer, 1900

Белые или слегка желтоватые, относительно крупные — 1—3 мм. Покровы с сильной грануляцией. Хеты на теле довольно короткие, иногда сильно дифференцированные, гладкие, иногда приплюснутые или слегка расширенные на вершине. С небольшим числом трудноразличимых ложных глазков. АО с 4—5 защитными хетами, 4—5 защитными папиллами, двумя округлыми гранулированными колбочками и двумя сенс. палочками. ПАО из 20—30 овальных раздвоенных или с отростком в основании лопастей, лежащих перпендикулярно к оси органа (рис. 40, 29). Прыг. вилка в форме 2 бугорков с 2—3 (реже 4) хетами, иногда разветвленными на вершине. Ан. шипы крупные, на высоких папиллах.

Распространение: Ц. Европа; СССР (Кавказ, Якутия, Магаданская обл.).

5. ПАО состоит из простых овальных или раздвоенных на вершине лопастей (рис. 40, 3—5, 14) 6

— ПАО состоит из «сложных» лопастей гроздевидных, многоветвящихся или в виде скопления бугорков (рис. 40, 1, 15) 8

6. Головчатые волоски на тибготарзусах отс. 7

— Головчатые волоски на тибготарзусах имеются (рис. 43, 11)

Uralaphorura Martynova, 1978

Син.: *Uralia* Martynova, 1976 nec Mullsant et Vergeaux, 1866

Типовой вид: *Uralia schilovi* Martynova, 1976

Габитус как у *Protaphorura*, 1—1,3 мм, белые. Хеты на теле утолщенные, умеренной длины. Грануляция мелкая. АО с 5 защитными хетами, 4 защитными папиллами, 2 небольшими крупногранулированными колбочками и 2 сенс. палочками. ПАО из 12—14 большей частью подразделенных на вершине (в форме зуба) лопастей, расположенных перпендикулярно оси органа (рис. 40, 14). Дорс. поверхность тибготарзусов всех ног с 2 расширенными на вершине волосками (рис. 43, 11). Коготок с ясным зубцом, эмподий без расширенной внутр. пластинки. Ан. шипы узкие, на очень низких папиллах. Самцы без бр. органа.

Распространение: С. Европа; СССР (Полярный Урал, Таймыр).

7. Лопастей в ПАО расположены под прямым углом к длинной оси органа (рис. 40, 5). Сенс. колбочки в АО разной степени гранулированности

Protaphorura Absolon, 1901

Син.: *Allaphorura* Bagnall, 1949; *Handschiniella* Bagnall, 1949; *Heteronychiurus* Bagnall, 1949; *Protaphorurodes* Bagnall, 1949; *Stenonychiurus* Bagnall, 1949; *Thalassaphorura* Bagnall, 1949; *Supraphorura* Stach, 1954¹

Типовой вид: *Lipura armata* Tullberg, 1869

Особь белые, реже желтые или красно-оранжевые, обычно 1,5—2 мм или крупнее. Грануляция относительно мелкая, несколько более грубая на голове и последних сегм. бр. АО с 4—5 защитными хетами, 4—5 защитными папиллами, 2 обычно гранулированными или гроздевидными колбочками и 2 сенс. палочками (рис. 41, 9). Лопастей в ПАО от 20 до 40, реже меньше, лопасти овальные, расположены двумя параллельными рядами вдоль главной оси органа и перпендикулярно к ней. Коготок с хорошо развитым эмподием, с базальной пластинкой или без нее, длиннее 1/2 коготка, иногда превышает его по длине (рис. 43, 8). Прыг. вилка отс. или в виде непарной складки (рис. 43, 18, 19), исключая *P. furcifera*. Самцы некоторых видов с бр. органом. Ан. шипы обычно имеются (рис. 44, 3).

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

— Лопастей в ПАО лежат параллельно продольной оси органа или под острым углом к ней (рис. 40, 3, 4); иногда лопастей в центральной части органа раздвоенные на вершине.

Сенс. колбочки в АО гроздевидные **Hymenaphorura** Bagnall, 1948

Син.: *Sibirichiurus* Stach, 1954; *Heteraphorura* Bagnall, 1948; *Hymenaphorurodes* Bagnall, 1949

Типовой вид: *Lipura sibirica* Tullberg, 1876

Белые, 1,2—2 мм. Покровы с относительно грубой грануляцией. АО с 4—5 защитными хетами, (реже 4) защитными папиллами, 2 гроздевидными колбочками и 2 сенс. палочками (рис. 41, 5). Лопастей в ПАО обычно меньше 20 (рис. 40, 3, 4). Эмподий больше 1/2 коготка, иногда равен ему по длине. Прыг. вилка отс. Бр. орган у самцов отс., редко имеется. Ан. шипы всегда имеются.

Распространение: голарктический род; в СССР — Д. Восток, Сибирь, европейская часть.

8. Коготок очень длинный (рис. 43, 12), в 3 раза длиннее тибготарзуса. АО с двумя (внутр. и внешним) рядами защитных папилл (рис. 41, 10)

Ongulonychiurus Thibaud et Massoud, 1986

Типовой вид: *Ongulonychiurus colpus* Thibaud et Massoud, 1986

Белые, крупные — до 3,2 мм. VI сегм. бр. частично скрыт под V сегм. Характерна сильная дифференциация хет. АО с 5 внешними защитными папиллами, 2 сенс. колбочками в виде толстого листа с зазубренными краями, 2 сенс. палочками и 5 внутр. защитными папиллами. ПАО из 15—19 гроздевидных лопастей. Ноги длинные, с очень длинным коготком, эмподий без ламеллы, равен 1/3 коготка. Прыг. вилка и ан. шипы отс. Троглобионт. Монотипический род.

Распространение: Испания.

— Коготок обычного строения, короче тибготарзуса. АО без внутр., только с внешним рядом защитных папилл 9

9. Сенс. колбочки АО гладкие, округлые, иногда раздвоенные на вершине или с центральным каналом (рис. 41, 8) **Onychiurus** Gervais, 1841

Син.: *Lipura* Burmeister, 1838 nec Illiger, 1811; *Augenius* Gistel, 1848; *Aphorura* MacGillivray, 1893; *Euaphorura* Börner, 1901; *Deuteraphorura* Absolon, 1901; *Adicranus* Bourlet, 1842; *Micronychiurus* Bagnall, 1949; *Orthonychiurus* Stach, 1954.

Типовой вид: *Podura ambulans* Linnaeus, 1758

Белые, до 2 мм, реже крупнее. Покровы обычно с мелкой грануляцией. АО с 4—5 защитными хетами, 4—5 защитными папиллами, 2 гладкими колбочками и 2 сенс. палочками. «Сложных» лопастей в ПАО обычно меньше 20 (рис. 40, 15). Прыг. вилка отс. Ан. шипы имеются или отс. (рис. 44, 4). Самцы часто с бр. органом (рис. 43, 20—22).

Распространение: космополитный род; в СССР — кроме сев. районов.

— Сенс. колбочки АО гранулированные (рис. 41, 7) **Paronychiurus** Bagnall, 1948

¹ Типовой вид данного рода — *Aphorura furcifera* Börner, 1901 по большинству признаков — типичная *Protaphorura*. Практически единственное его отличие — присутствие рудимента прыг. вилки в виде парных бугорков (рис. 43, 17). Все остальные виды, отнесенные к *Supraphorura* из-за наличия рудимента вилки, существенно отличаются от *A. furcifera* очень грубой грануляцией покровов, наличием утолщенных сенсилл на 4-м чл. ус. и резко уменьшенным размером VI сегм. бр. По нашему мнению, эти виды скорее близки к *Onychiurus obesus* Mills, 1934, типовому виду рода *Psyllaphorura* Bagnall, 1948, который наряду с указанными признаками имеет также сильно разветвленные лопасти ПАО. Учитывая, что лопасти ПАО у видов этой группы могут быть как простыми и слегка подразделенными на вершине (*uenoi*, *okafujii*), так и многократно разделенными (*sensiliferus*), мы относим их к роду *Psyllaphorura*, оставляя *A. furcifera* в роде *Protaphorura*.

Син.: Ramonychiurus Stach, 1954; Onychiuroides Bagnall, 1948; Absolonia Börner, 1901; Pseudonychiurus Bagnall, 1948 nec Lin Shan Xiang, 1980; Argonychiurus Bagnall, 1949; Neonychiurus Bagnall, 1949

Типовой вид: *Onychiurus ramosus* Folsom, 1917

Белые, обычно до 2 мм (пещерные формы иногда до 4—5 мм). Грануляция преимущественно мелкая АО с 5 защитными хетами, 5 защитными папиллами, 2 гранулированными или гроздевидными колбочками и 2 сенс. палочками. «Сложных» лопастей в ПАО обычно меньше 20 (рис. 40, 1). Ан. шипы отс. или имеются. Самцы иногда с бр. органом.

Распространение: голарктический род; в СССР — Украина.

ПОДСЕМЕЙСТВО TULLBERGIIINAE

Определительная таблица родов

1. VI сегм. бр. с 2 простыми или многозубчатыми ан. шипами (рис. 44, 12, 13, 18) 4
— VI сегм. бр. с большим числом ан. шипов 2
2. VI сегм. бр. с 4 простыми шипами (рис. 44, 15) 3
— VI сегм. бр. с 6 или большим числом шипов (рис. 44, 14)
Neonaphorura Bagnall, 1935

Син.: Bachatullbergia Wray, 1958

Типовой вид: *Tullbergia duboscqi* Denis, 1932

Белые, относительно крупные, до 1,5 мм. Более грубые участки грануляции окаймляют ложные глазки и расположены в медиальной и задней части тергитов. 4-й чл. ус. с 4—5 дифференцированными сенсиллами. АО с 4 защитными хетами, 3 защитными папиллами, 2 наклоненными друг к другу колбочками и 1 дополнительной латер. колбочкой. На 3-м чл. ус. имеется также 1 вентр. сенс. колбочка. ПАО короткий и широкий, содержит около 12 раздвоенных лопастей (рис. 40, 23). Коготок без эмподия. VI сегм. бр. обычно с 3 парами ан. шипов (2 шипа более крупных и 4 более мелких боковых), иногда с 1 парой шиповидных выростов в медиальной части.

Распространение: Европа; в СССР — европейская часть, кроме сев. районов, С. Казахстан, Урал.

3. VI сегм. бр. без медиовентр. выроста. АО с 3 сенс. колбочками, скрыт за широкой кутикулярной складкой (рис. 41, 11) *Stenaphorura* Absolon, 1900

Типовой вид: *Stenaphorura japygiformis* Absolon, 1900

Белые, довольно крупные — до 1,5 мм. Грануляция покровов грубая или слабая, усиливающаяся вокруг ложных глазков и в районе ан. шипов. 4-й чл. ус. с 3—5 сенсиллами и с ясной округлой апик. везикулой. Строение АО — рис. 41, 11. Крайне редко дополнительная латер. колбочка отс. Маленькая сенс. колбочка имеется и на вентр. стороне 3-го чл. ус. ПАО удлинённый, состоит из большого числа лопастей, расположенных близко друг к другу. Лопастей у основания с отростком, и ПАО может выглядеть 4-рядным. Коготок без зубца, эмподий отс. С 2 более крупными апик. ан. шипами и 2 латер. шипами на VI сегм. бр. (рис. 44, 15).

Распространение: Европа; в СССР — европейская часть, Казахстан.

- VI сегм. с медиовентр. выростом. АО с 2 крупными сенс. колбочками, скрыт за 2 защитными папиллами *Marcuzziella* Rusek, 1975

Типовой вид: *Marcuzziella tripartita* Rusek, 1975

Тело узкое, как у видов р. *Stenaphorura*, белое, 0,85—0,9 мм. Псевдоцелли с четкими границами. 4-й чл. ус. с 5 длинными утолщенными сенсиллами. ПАО в углублении, в 2 раза длиннее диаметра ложного глазка (рис. 40, 24, 25). Лопастей в ПАО двуветвистые. V чл. бр. без веретеновидных сенсилл. VI чл. бр. с 4 шипами на крупных папиллах и вентрально с небольшим медиальным выростом (рис. 44, 16, 17). Известны только самки.

Распространение: Италия.

4. Ан. шипы простые, не многозубчатые (рис. 44, 12) 5
— Ан. шипы разветвленные, многозубчатые (рис. 44, 18)
Neotullbergia Bagnall, 1935

Типовой вид: *Tullbergia tricuspis* Börner, 1902

Тело удлинённое, белое, 0,9—1,2 мм. Хеты дифференцированы, на конце бр. очень длинные. АО с 2 наклоненными друг к другу сенс. колбочками, защитными папиллами и 3 защитными хетами. ПАО с 25—70 маленькими двуветвистыми лопастями. Коготок без зубца, эмподий иногда сильно

редуцирован. Ан. шипы длиннее коготка, широкие, с 2—3 дополнительными шипиками, на высоких цилиндрических, иногда сближенных папиллах.

Распространение: Европа; в СССР — европейская часть, исключая сев. районы.

5. АО с 1 или 2 обычно широкими сенс. колбочками, защищенными кутикулярной складкой или папиллами 6
— АО с 3 б. м. узкими сенс. колбочками, обычно не защищенными кутикулярной складкой и папиллами (рис. 42, 4) *Tullbergia* Lubbock, 1876 nec Lie-Petersen, 1897

Син.: Boerneria Willem, 1902; Protullbergia Bagnall, 1948

Типовой вид: *Tullbergia antarctica* Lubbock, 1876

Белые, 0,7—1,7 мм, грануляция покровов обычно слабая, неравномерная, иногда более грубая на голове и V—VI сегм. бр. Основание ус. часто отделено зоной более мелкой грануляции. АО обычно без защитной складки или папилл, редко складка выражена. 4-й чл. ус. с 2—8, обычно 5 сенсиллами. ПАО в узком поперечном углублении из 30—100, чаще около 50 лопастей, собранных в 2 параллельных ряда. Коготок без зубца, рудиментарный эмподий имеется или отс. Без серповидных гребней на VI сегм. бр. Ан. шипы на ясных папиллах. В Европе в основном в пещерах и на литорали.

Распространение: Антарктида, Субантарктика, Ю. Америка, Ц. Европа.

6. VI сегм. бр. без медиовентр. выроста 7
— VI сегм. бр. с медиовентр. выростом (рис. 44, 13) *Metaphorura* Stach, 1954

Типовой вид: *Metaphorura affinis* Börner, 1902

Довольно узкие, белые, 0,7—1,5 мм. С редкими, относительно короткими хетами, расположенными на I—IV сегм. бр. в 2 ряда и с небольшим числом более крупных хет. Грануляция покровов слабая, на dors. поверхности головы и последних сегм. бр. крупнее. АО с 2 толстыми цилиндрическими колбочками, 3 высокими защитными папиллами и 3—4 защитными хетами (рис. 41, 14). Сенс. колбочка на вентр. стороне 3-го чл. ус. имеется. 4-й чл. ус. с длинными сенсиллами и апик. везикулой. ПАО расположен в глубокой бороздке, состоит из 18—28 простых лопастей, имеющих маленькие дополнительные отростки, реже из почковидных или почковидных лопастей, лежащих параллельно оси органа (рис. 40, 17). Коготок без зубца. Эмподий отс. или имеется в сильно редуцированном виде. VI сегм. бр. с 2 ан. шипами на папиллах и с медиовентр. выростом.

Распространение: Европа, С. Америка; СССР (кроме вост. и сев. районов).

7. Защитная кутикулярная складка АО подразделена на 2 части (рис. 41, 15)
Paratullbergia Womersley, 1930

Типовой вид: *Paratullbergia concolor* Womersley, 1930

Белые или серовато-буроватые, 0,65—1,2 мм, с ясной грануляцией и относительно длинными хетами на теле. 4-й чл. ус. без апик. везикулы. В АО две крупные сенс. колбочки, каждая защищена широкой кутикулярной складкой (рис. 41, 15), сенс. палочки имеются, но очень мелкие и трудно различимые за кутикулярной складкой. ПАО из 20—80 лопастей, узкий, лопасти иногда выглядят двуветвистыми. Обычно без серповидных гребней на VI сегм. бр., иногда с гребнями и кутикулярными валиками. Ан. шипы крупные, на папиллах.

Распространение: Европа.

- АО защищен кутикулярными папиллами или складкой, не подразделенной на части (рис. 41, 12) 8
8. ПАО с 50—150 лопастями в форме более или менее округлых пузырьков, расположенных в 4—7 продольных ряда (рис. 40, 21, 22, 27, 28) 12
— Лопастей в ПАО овальные или палочковидные с незначительным сужением в центральной части, расположены в 2 параллельных ряда перпендикулярно оси органа, обычно не более 50 (рис. 40, 20, 26) 9
= С небольшим числом лопастей (6) в ПАО, расположенных вдоль оси органа (рис. 40, 18, 19) 10
9. Лопастей в ПАО без сужения в центральной части, плотно прилегающие друг к другу (рис. 40, 20). АО с 2 сенс. колбочками и 2 сенс. палочками (рис. 41, 12)
Mesaphorura Börner, 1901

Типовой вид: *Mesaphorura krausbaueri* Börner, 1901

Тело узкое. Относительно мелкие, 0,5—1 мм. Покровы слабо гранулированы, с редкими короткими хетами и несколькими более длинными. АО защищен кутикулярной складкой, иногда разделенной на папиллы. Вентр. колбочка на 3-м чл. ус. имеется. 4-й чл. ус. с несколькими (чаще — 5) сенсиллами, маленькой субапик. ямкой и апик. везикулой, у некоторых видов трехдольчатой (рис. 42, 3). В ПАО обычно не более 50 лопастей (рис. 40, 20). Коготок без зубца, эмподий отс. или

сильно редуцирован (рис. 43, 9). V сегм. бр. часто с 1 парой сенсорных хет около заднего края (в позиции p_3). VI сегм. бр. с серповидными гребнями в передней части и с 1 парой ан. шипов (рис. 44, 12).

Распространение: голарктический род; в СССР — вероятно, по всей территории.

— Лопасты в ПАО с сужением в центральной части, четко отделены друг от друга (рис. 40, 26). АО с 1 сенс. колбочкой и 2 сенс. палочками

Doutnacia Rusek, 1974

Типовой вид: *Doutnacia xerophila* Rusek, 1974

Тело узкое, как у видов *Mesaphorura*, мелкие — до 0,5 мм. 4-й чл. ус. с 4 сильно утолщенными сенсиллами. АО с низкой защитной папиллой. Сенс. колбочка на вентр. стороне 3-го чл. ус. прямая, не наклоненная. ПАО в длинном овальном углублении с 37 простыми, суженными в центральной части лопастями, четко отделенными друг от друга. Псевдоцелли с розетковидными краями, с 8—10 открывающимися лопастями. Коготок простой, как у видов р. *Mesaphorura*. С парой ан. шипов и серповидными гребнями на VI сегм. бр.

Распространение: Ср. Европа.

10. Лопасты в ПАО V-образной формы (рис. 40, 18) 11

— Лопасты в ПАО широкоовальные (рис. 40, 19) *Karlstejnia* Rusek, 1974

Типовой вид: *Karlstejnia annae* Rusek, 1974

Тело узкое, как у видов р. *Mesaphorura*, мелкие — до 0,5 мм. 4-й чл. ус. с 4 сильно утолщенными сенсиллами (рис. 42, 8). АО с 1 защитной папиллой, 2 большими сенс. колбочками и 2 маленькими сенс. палочками. Сенс. колбочка на вентр. стороне 3-го чл. ус. крупная. ПАО в овальном углублении с 6 лопастями. Границы псевдоцеллей плохо различимы. С парой маленьких ан. шипов и серповидными гребнями на VI сегм. бр.

Распространение: Ц. Европа, Норвегия; в СССР — Сибирь, Татарская АССР.

11. С 1 сенс. колбочкой в АО. *Jevania* Rusek, 1978

Типовой вид: *Jevania fageticola* Rusek, 1978

Тело похоже на виды р. *Mesaphorura*, белые, мелкие — 0,5 мм. 4-й чл. ус. с 4 толстыми сенсиллами. Сенс. колбочка АО крупная, наклоненная, защищена низкой кутикулярной складкой. Сенс. колбочка на вентр. стороне 3-го чл. ус. крупная. ПАО в форме широкого эллипса с 6 V-образными лопастями, расположенными в 2 параллельных ряда. Коготок обычного строения, как у видов р. *Mesaphorura*. Псевдоцелли округлые, со звездчатым центром, как на рис. 43, 4. VI сегм. бр. с 2 серповидными гребнями в передней части и 2 ан. шипами на ясных папиллах.

Распространение: Европа (ЧССР, Польша).

— С 2 сенс. колбочками в АО *Wankeliella* Rusek, 1975

Типовой вид: *Wankeliella peterseni* Rusek, 1975

Тело узкое, как у видов р. *Mesaphorura*; белые, мелкие — 0,5—0,65 мм. 4-й чл. ус. с 4 довольно сильно утолщенными сенсиллами. АО с защитной складкой. Вентр. сторона 3-го чл. ус. с толстой, слабо изогнутой сенс. колбочкой. ПАО в поверхностном углублении в 3 раза длиннее, чем диаметр псевдоцелля, с 6 V-образными лопастями (рис. 40, 18). Границы псевдоцеллей неясные. VI сегм. бр. с 2 серповидными гребнями в передней части и 2 маленькими ан. шипами.

Распространение: Европа (Франция, Норвегия).

12. ПАО широкий (рис. 40, 21, 22), лопасты расположены в 4—7 рядов. Ложные глазки со звездчатообразным центром (рис. 43, 4) 13

— ПАО более узкий (рис. 42, 27, 28): Лопасты расположены в 4 ряда. Ложные глазки с серповидным отверстием (рис. 43, 6, 7). 14

13. Коготок обычного строения, как у представителей р. *Mesaphorura* (рис. 43, 9). АО с 2 сенс. колбочками *Multivesicula* Rusek, 1982

Типовой вид: *Multivesicula columbica* Rusek, 1982

Тело как у видов р. *Mesaphorura*, мелкие — 0,43—0,55 мм, белые. 4-й чл. ус. с 4 утолщенными сенсиллами (рис. 42, 5). Сенс. колбочка на вентр. стороне 3-го чл. ус. имеется. ПАО широкий (рис. 40, 21) с 60—110 маленькими лопастями, образующими 4—7 неправильных продольных рядов. Сенс. хета (p_3) перед ложным глазком на V сегм. бр. слабо утолщенная. Псевдоцелли со звездчатым центром. VI сегм. бр. с 2 серповидными гребнями в передней части и 2 короткими ан. шипами на ясных папиллах. Известны только самки.

Распространение: С. Америка (Канада); СССР (Сибирь).

— Коготок с туникообразным утолщением (рис. 43, 10). АО с 1 сенс. колбочкой (рис. 41, 13) *Scaphaphorura* Petersen, 1965

Типовой вид: *Tullbergia (Scaphaphorura) arenaria* Petersen, 1965

Тело узкое, цилиндрическое. III сегм. гр.— IV бр. почти равны по толщине, к голове и концу тела сегм. постепенно суживаются. Голова уже гр. сегм. Белые, мелкие — 0,45—0,5 мм. Грануляция слабая, почти однородная, несколько более грубая у основания ус. и вокруг псевдоцеллей. Хеты в основном короткие, редкие, только на VI сегм. бр. равны длине сегмента. 4-й чл. ус. с 1 толстой и 3 более тонкими сенсиллами и 1 прямой маленькой палочковидной сенсилью в субапикальном углублении (рис. 42, 7). Алик. везикула на 4-м чл. ус. расположена в глубоком кармашке. Кутикулярная защитная складка АО небольшая, не разделенная на папиллы (рис. 41, 13). ПАО овальный, содержит около 150 бугорков, расположенных в 6—8 продольных неправильных рядов. Коготок сильно расширенный в виде совка. Ан. шипы расположены на высоких папиллах.

Распространение: Дания, Франция.

14. ПАО широкоовальный, содержит около 50 простых мелких лопастей (рис. 40, 27). VI сегм. бр. с 2 серповидными гребнями в передней части. Тело с грубой грануляцией, особенно на VI сегм. бр. *Granuliphorura* Rusek, 1976

Типовой вид: *Granuliphorura obtusochaeta* Rusek, 1976

Тело как у видов *Mesaphorura*, но покровы более склеротизированные и с грубой грануляцией. Белые, 0,5 мм. 4-й чл. ус. с 6 утолщенными сенсиллами. АО с 2 сенс. колбочками и кутикулярной папиллой. 3-й чл. ус. вентр. с сенс. колбочкой. ПАО в форме широкого эллипса, содержит около 50 простых лопастей, расположенных в 4 параллельных ряда. Псевдоцелли с ясным краем и серповидным отверстием. VI сегм. бр. с 2 серповидными гребнями в передней части и 2 ан. шипами на ясных папиллах.

Распространение: С. Америка; СССР (Кузнецкий Алатау, Сибирь, Урал).

— ПАО длинный, узкий, содержит около 150 простых мелких лопастей (рис. 40, 28). VI сегм. бр. без серповидных гребней в передней части

Chaetaphorura Rusek, 1976

Типовой вид: *Chaetaphorura vancouverica* Rusek, 1976

Тело как у видов рода *Paratullbergia*. 1,1 мм, белые. 4-й чл. ус. с 6 утолщенными сенсиллами. АО с 2 сенс. колбочками и защитной кутикулярной папиллой. Сенс. колбочка на вентр. стороне 3-го чл. ус. имеется (рис. 42, 6). Лопасты ПАО расположены 4 параллельными рядами (рис. 40, 28). Сенс. хета около псевдоцелля на V сегм. бр. (p_3) простая. Псевдоцелли с ясным краем и серповидным отверстием (рис. 43, 6). VI сегм. бр. с парой ан. шипов на ясных папиллах.

Распространение: Канада.

В таблицу не включен *Metonychiurus* Salmon, 1959, имеющий неясное систематическое положение, а также *Cribrochiurus* Palissa, 1964 — невалидный таксон (не выделен типовой вид). Однако формы, отнесенные к данному роду и имеющие своеобразный ПАО (в виде складки покровов), отмечены в пещерах Европы (*Onychiurus cribrosus* Gisin, *O. subcribrosus* Gisin).

СЕМЕЙСТВО ODONTELLIDAE

(Сост. Н. А. Кузнецова)

Тело удлиненное, цилиндрическое, реже уплощенное, выглядит массивным по сравнению с небольшой головой (рис. 23, 8—11). Усики короткие, резко конические. Окраска синих оттенков, иногда фрагментарная или отсутствует. Грануляция покровов очень крупная, особенно на голове и последних сегментах брюшка. Нередко имеются кутикулярные тяжи, складки, развитые только на голове (*Axenyllodes*) или по всему телу (*Pseudostachia*). Гомохетоз.

4-й членик усика с 5—8 удлиненными дорсальными сенсиллами (рис. 45, 1). Апикальная везикула имеется или отсутствует. Обычно присутствует палочковидный антеннальный органит. На вентральной поверхности 4-го членика усика у некоторых представителей р. *Odontella* имеется сенсорное поле из коротких раздвоенных на вершине или «срезанных» хет (рис. 45, 2). Все сенсиллы АО короткие и изогнутые, внутренние расположены в складке кутикулы. Втяжная складка между 3-м и 4-м члениками

1. Южная линия включает: *Odontella* s. str., *Afrodontella*, *Austrodontella*. Ее представители имеют примитивную хетотаксию нижней губы и структуру максиллы, тиббиотарзусы с 17—19 хетами, 5+5 глазков, развитую прыгательную вилку. В целом данная линия наиболее близка к исходному типу.

Распространение: Австралия, Ю. Америка, Ц. Африка.

2. Ксениллодинная линия включает большинство родов: *Odontellina*, *Xenyllodes*, *Axenyllodes*, *Caulifrenyllodes*, *Pseudostachia*, *Stachia*. Представители этой линии имеют следующие примитивные признаки: большое количество хет на нижней губе, развитый эмподий и втяжную апикальную везикулу. Однако эта линия по редукции глазков и хетом сильно отличается от исходного для группы типа.

Распространение в основном голарктическое.

3. Третью линию составляет *Odontella* (подрод *Superodontella*). Число глазков и хетом близки к исходному типу. Характерным признаком является строение максиллы, в которой наружный отросток фулькрума очень короткий. Форма и длина внутреннего отростка фулькрума, строение головки максиллы, нижней губы и усиков сильно варьируют.

Распространение: Голарктика и южнее, кроме Ю. и Ю.-В. Африки, юга Ю. Америки и Австралии.

Для различных родов *Odontellidae* были предложены следующие признаки (Deharveng, 1981 c): наличие апикальной втяжной везикулы и сенсорного поля на 4-м членике усика, втяжной складки между 3-м и 4-м члениками усика; хетотаксия нижней губы; строение максиллы (стипеса, фулькрума, кардо); количество глазков; строение ПАО (цельный или подразделенный); хетотаксия тиббиотарзуса; наличие эмподия; количество постлабиальных хет (2+2 или 3+3); количество хет на денс; тип мукро; зацепка; количество анальных шипов.

При составлении определительной таблицы родов и подродов *Odontellidae* был взят за основу ключ Л. Деарвана (Deharveng, 1981 c).

Определительная таблица родов и подродов

1. Глаза и ан. шипы отс. ***Pseudostachia* Arlé, 1968**

Типовой вид: *Pseudostachia folsomi* Arlé, 1968

Габитус — см. рис. 23, 11. На теле имеются особые кутикулярные тяжи. 4-й чл. ус. без сенсорного поля и втяжной апик. везикулы. Рот. конус короткий, нижняя губа с большим числом хет. Мандибула, возможно, отс. ПАО 3-лучевой. Тиббиотарзусы с 1 поперечным рядом из 7 хет. Эмподий отс. или редуцирован. Прыг. вилка сильно редуцирована; мукроденс короткий, с 2 хетами, мукро в виде острия (рис. 45, 20). Зацепка отс.

Распространение: С. Америка, Бразилия, Европа (Испания, Франция); СССР (Прибалтика).

— 2+2 или 5+5 глазков, если глаза отс., то ан. шипы имеются 2

2. Денс с 3—7 дорс. хетами ***Odontella*, подрод *Superodontella* Stach, 1949**

Типовой вид: *Odontella ewingi* Folsom, 1916

Габитус — см. рис. 23, 8. Пигмент на теле имеется. 4-й чл. ус. без втяжной апик. везикулы. На вентр. поверхности 4-го чл. ус. иногда имеется сенсорное поле (рис. 45, 2). Рот. конус длинный или короткий. Хетотаксия нижней губы варьирует, иногда имеются шипики (рис. 45, 4). Дист. часть нижней губы у ряда видов сильно вытянута (рис. 45, 5). Внутр. отросток фулькрума длиннее наружного (рис. 45, 8). 5+5 глазков. ПАО 4-, реже 3-лучевой, редко овальный (рис. 45, 12, 14). Тиббиотарзус с 2 поперечными рядами из 14—19 хет, эмподий отс. или сильно редуцирован (рис. 45, 22). Прыг. вилка хорошо развита, иногда слабо редуцирована. Мукро отн. большой, всегда 2-лопастной (рис. 45, 15). С 2 ан. шипами, иногда они отс.

Распространение: голарктический подрод; в СССР — южн. и зап. районы европейской части, юг Сибири, Д. Восток.

— Денс с 2 (реже 1) дорс. хетами. 3

3. Мукро 2-лопастной. Ан. шипы отс. ***Odontellina* Deharveng, 1981**

Типовой вид: *Xenyllodes nivalis* Cassagnau, 1959

Пигмент на теле развит слабо. 4-й чл. ус. с большой цельной апик. втяжной везикулой и без

сенс. поля. Нижняя губа с большим числом хет (рис. 45, 6), с 2+2 постлабиальными хетами. Рот. конус короткий. Наружный и внутр. отростки фулькрума почти равны. Мандибула имеется. 5+5 глазков. ПАО треугольной формы (рис. 45, 11). Тиббиотарзус с 9—10 хетами. Эмподий отс. Мукро маленький (рис. 45, 16). Монотипический горный род.

Распространение: Франция, Испания.

— Мукро иного строения (с 1 лопастью или крючковидный — рис. 45, 17—19). Ан. шипы имеются, реже отс. 4

4. 4-й чл. ус. без втяжной апик. везикулы. С 2+2 или 3+3 постлабиальными хетами (рис. 45, 3). ***Xenyllodes* Axelson, 1903**

Типовой вид: *Xenyllodes armatus* Axelson, 1903

Окраска фрагментарная. Глазки окрашены. 4-й чл. ус. без сенс. поля. Нижняя губа с большим количеством хет. Рот. конус короткий. Наружный и внутр. отростки фулькрума почти равны. Мандибула имеется (рис. 45, 7). ПАО 3-лучевой (рис. 45, 10). Эмподий имеется, маленький. Зацепка с 2+2 зубцами. Мукро с 1-й лопастью.

Выделяются 2 подрода:

а. С 2+2 постлабиальными хетами (рис. 45, 3). Ан. шипы мелкие (меньше длины коготка), конические (рис. 45, 23). подрод ***Xenyllodes* s. str.**

Габитус — см. рис. 23, 9. 5+5 или 2+2 глазка. Тиббиотарзус с 9—12 хетами в 2 поперечных рядах. Денс с 1—2 дорс. хетами. Мукро как на рис. 45, 18, 19.

Распространение: голарктический подрод; в СССР — по всей территории.

б. С 3+3 постлабиальными хетами. Ан. шипы крупные (превышают длину коготка), цилиндрические (рис. 45, 24)

. подрод ***Pseudoxenyllodes* Kuznetzova et Potapov, 1988**

Типовой вид: *Xenyllodes (Pseudoxenyllodes) macrocanthus* Kuznetzova et Potapov, 1988

5+5 глазков. Тиббиотарзус с 10 хетами в 2 поперечных рядах. Денс с 2 дорс. хетами. Мукро в середине с небольшой округлой лопастью.

Распространение: СССР (Ц. Украина).

— 4-й чл. ус. с втяжной апик. везикулой. С 3+3 постлабиальными хетами ***Axenyllodes* Stach, 1949**

Типовой вид: *Xenyllodes bayeri* Kseneman, 1935

Габитус — см. рис. 23, 11. Пигмент на теле отс. 2+2 окрашенных глазка или глаза отс. 4-й чл. ус. без сенс. поля. Нижняя губа с большим числом хет. Рот. конус короткий. Наружный и внутр. отростки фулькрума почти равны. ПАО 3- или 4-лучевой, иногда из отдельных лопастей (рис. 45, 13). Тиббиотарзус с 7—10 хетами в 1 поперечном ряду, эмподий имеется, относительно хорошо развит (рис. 45, 21), иногда редуцирован или отс. Мукро характерной формы: в виде крючка (рис. 45, 17), реже с 1 лопастью. Денс с 2 дорс. хетами. Зацепка с 2+2 зубцами.

Распространение: Голарктика, Австралия; в СССР — кроме сев. и вост. районов.

СЕМЕЙСТВО NEANURIDAE

(Сост. Н. А. Кузнецова)

Тело широкое и короткое, реже удлиненное (рис. 23, 24). Окраска обычно синих и фиолетовых оттенков, либо белая, редко с рисунком в виде пятен или поперечных полос. Дорсальная поверхность тела ровная, иногда с выступающими бугорками-туберкулами (*Neanurinae*, *Mogulinae*, некоторые *Pseudachorutinae*), пальцевидными выростами (*Uchidanurinae*, некоторые *Neaururinae*), поперечными складками — паратергитами (*Ceratrimeria* и др.). Размеры тела широко варьируют — от 0,3 до 9 мм.

Кутикула с хорошо заметной вторичной грануляцией. Для *Neaururinae*, *Mogulinae* и некоторых *Pseudachorutinae* характерна не только вторичная, но и третичная грануляция, а также ретикуляция покровов (рис. 4, 10—12).

Усики короче диагонали головы, конические по форме, 4-члениковые. 3-й и 4-й членики обычно слиты, но граница между ними видна на вентральной поверхности усика. 4-й членик с хорошо выраженными сенсиллами (от 5—6 до 8) (рис. 46, 1—8), лишь у *Brachystomellinae* и *Mogulinae* дифференцированные сенсиллы отсутствуют. Апикальная везикула цельная или 3-лопастная, редко многолопастная. Субапикально у ряда форм обнаруживается органит — гиалиновая структура, в отличие от хет лишенная окаймления лунки. АО с сенсиллами, сильно варьирующими по форме: внутренние могут

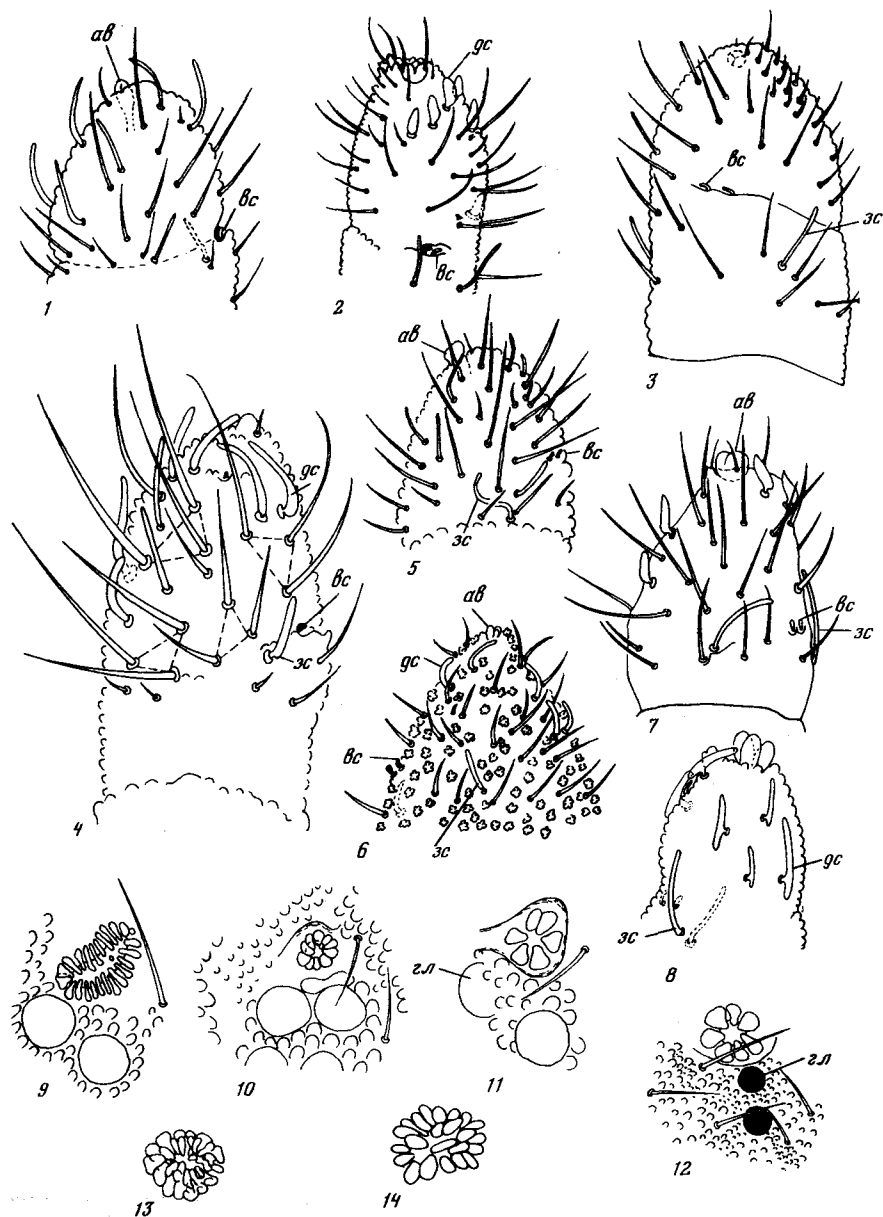


Рис. 46. Сем. Neanuridae. Усик и ПАО (по Вайнер и Начт, Деарвану, Кассаньо, Массу, Стаху, Фьелльбергу)

1—8 — дист. часть усика: 1 — *Friesia claviseta*, 2 — *Gisinea delhezi*, 3 — *Pseudachorutes subcrassus*, 4 — *Neanura muscorum*, 5 — *Rusekella cantabrica*, 6 — *Granaturida tuberculata*, 7 — *Micranurida pygmaea*, 8 — *Anuridella calcarata*; 9—14 — ПАО: 9 — *Pseudachorutes dubius*, 10 — *P. subcrassus*, 11 — *Brachystomella parvula*, 12 — *Micranurida pygmaea*, 13 — *Anurida frigida* (= *A. polaris*), 14 — *Granaturida tuberculata*. ав — апик. везикула; дс — дорс. сенсиллы; вс — внутр. сенсиллы АО; зс — защитные сенсиллы АО; гл — глазок

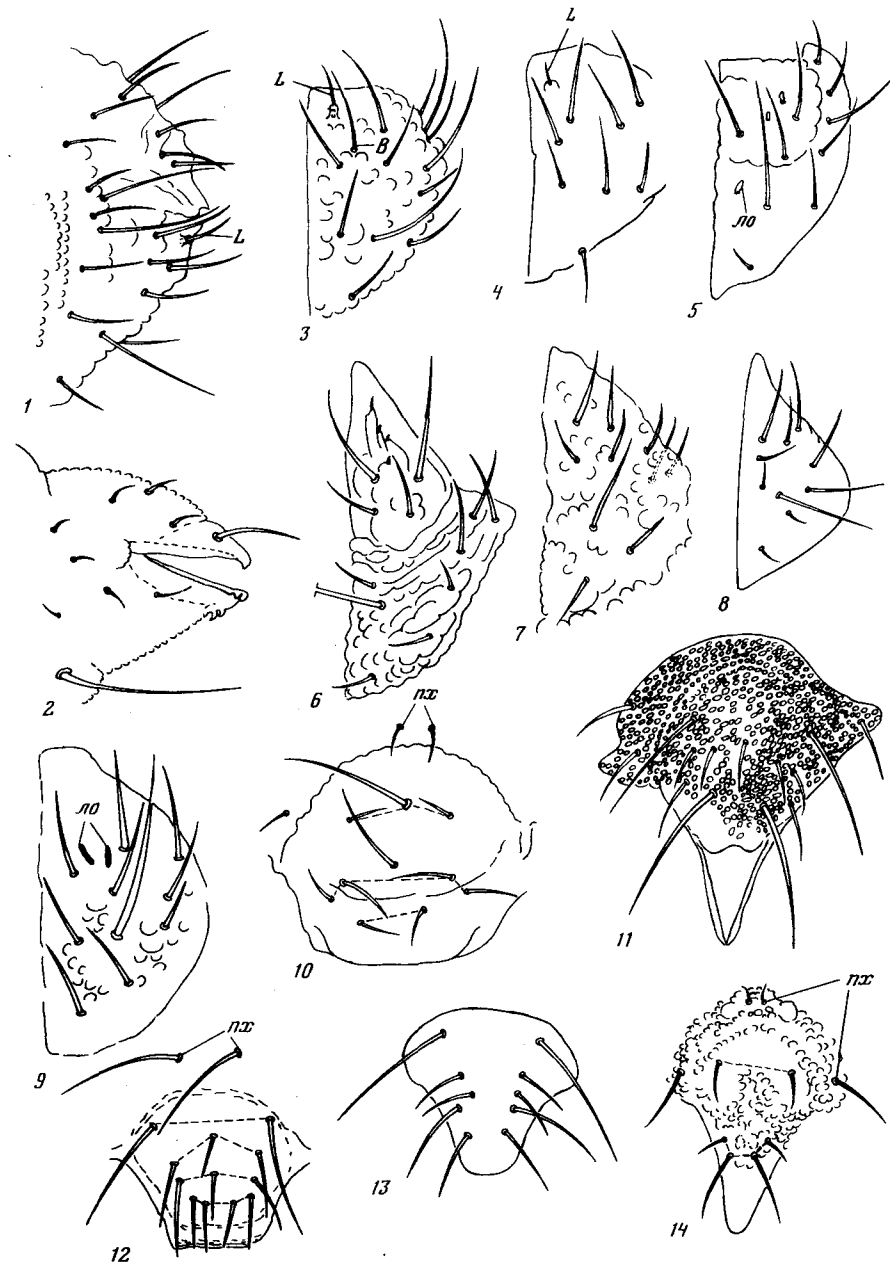
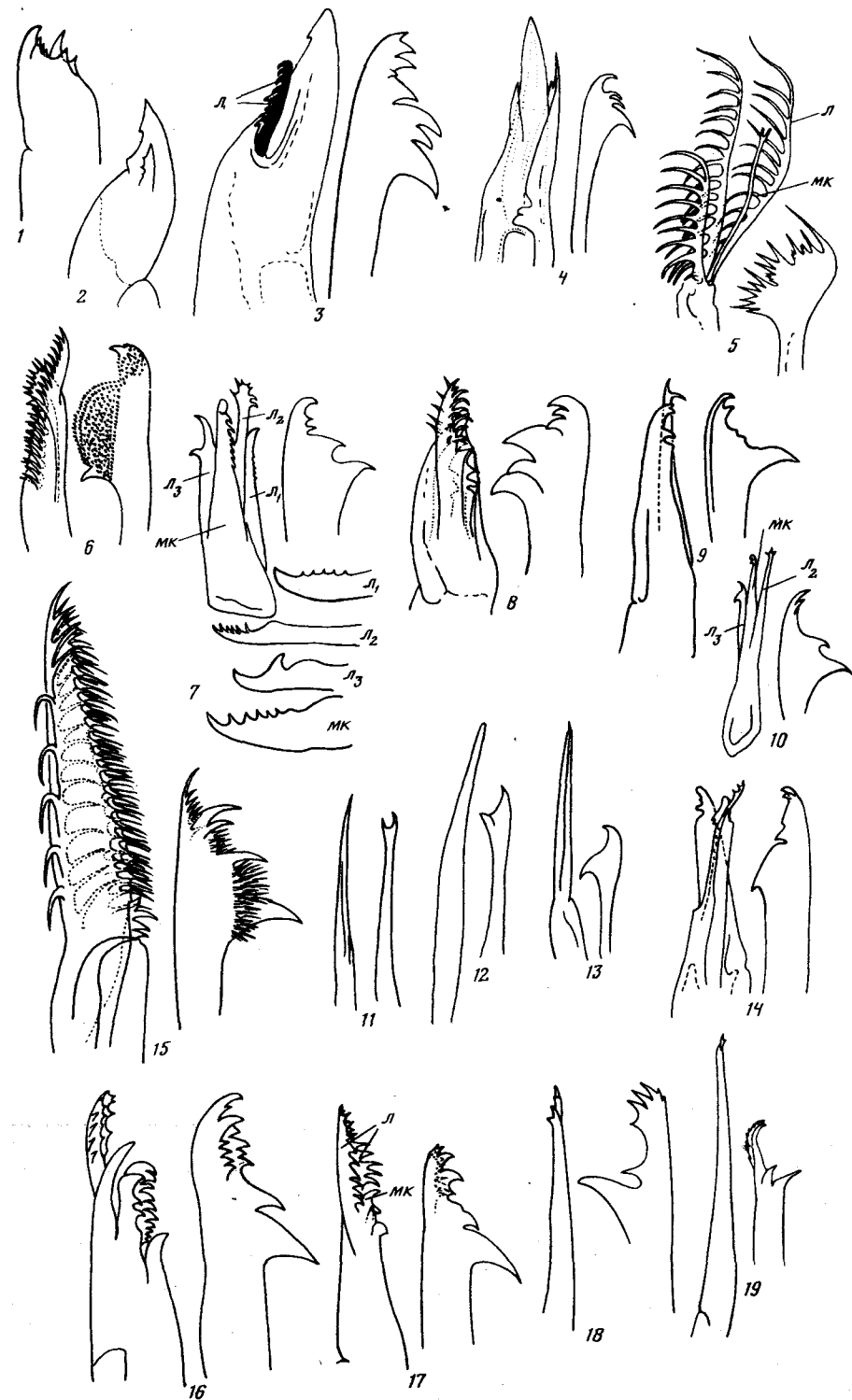


Рис. 47. Сем. Neanuridae. Буккальная область (по Деарвану, Йосии, Кассаньо, Массу, Тибо, и Массу, Фьелльбергу)

1, 2 — ротовой конус в профиль: 1 — *Friesia claviseta*, 2 — *Tremoisea enigmatica*; 3—9 — нижняя губа: 3 — *F. claviseta*, 4 — *Rusekella peyrei*, 5 — *Anurida papillosa*, 6 — *Pseudachorutes cf. indiana*, 7 — *P. parvulus*, 8 — *Furculanurida duodecimoculata*, 9 — *Protanura papillata*; 10—14 — верхняя губа: 10 — *Friesia sublimis*, 11 — *Morulina*, 12 — *Brachystomella hawaiiensis*, 13 — *Anurida beringi*, 14 — *Deutonura deficiens*. ло — лабиальный органит; пх — прелабральные хеты



быть цилиндрическими, округлыми, грибовидными и т. д.; «защитные» — прямыми, S-, C-образными (рис. 46, 1—8).

Ротовой аппарат сосущего типа, что отражается на морфологии всех его частей. Буккальная область имеет вид конуса (рис. 47, 1, 2). Тенденция к его удлинению обычно связана с редукцией ротовых частей. Границы между верхней губой, клипеусом и нижней губой иногда плохо различимы. Верхняя губа в целом с небольшим числом хет: 4—8, расположенные в 2 ряда у *Neanurinae* или 9—12 — в 3—4 рядах у представителей остальных подсемейств (рис. 47, 10—14). Нижняя губа также редуцирована (особенно лабиальная пальпа), обычно с 8—12 хетами. Различают 3 основных варианта хетотаксии нижней губы (Deharveng, 1983): 1) хета L (расположена на папилле, единственный остаток лабиальной пальпы) и хета В имеются (*Frieseinae*, *Uchidanurinae*, большая часть *Brachystomellinae* и некоторые *Pseudachorutinae*); 2) хета В имеется, L отсутствует (некоторые *Brachystomellinae* и *Pseudachorutinae*); 3) хеты L и В отсутствуют (*Neanurinae*, *Mogulinae* и некоторые *Pseudachorutinae*) (рис. 47, 3—9).

Основная черта строения мандибулы — отсутствие молярной пластинки. Дистальная зубчатая часть обычно мало склеротизована. Ее структура у *Neanuridae* в отличие от других групп коллембол сильно варьирует. Исходно она широкая, со многими зубцами (рис. 48, 5—8, 16, 17). В процессе редукции мандибула становится более тонкой, количество зубов сокращается до 2—3 (рис. 48, 11—13, 19). Иногда мандибула гипертрофирована (рис. 11, 8). У *Brachystomellinae* она полностью отсутствует.

Максилла с относительно тонким, обособленным кардо. Строение головки широко варьирует (рис. 48, 1—19). Ее редукция шла параллельно в разных подсемействах *Neanuridae* — от зубчатых и бахромчатых ламелл к гладким стилетовидным, а также по линии уменьшения количества ламелл в результате их слияния в стилет или исчезновения. Внешняя лопасть максиллы у *Neanuridae* отсутствует, ее рудимент обнаруживается лишь у *Brachystomellinae*.

ПАО, когда имеется, состоит из отдельных лопастей (рис. 46, 9—14). У *Frieseinae* и всех *Neanurinae* ПАО отсутствует. Количество глазков 8+8 или редуцировано, вплоть до полного их отсутствия.

Коготки ног без эмподия. Вентральная трубка обычно с небольшим числом хет: от 3+3 до 5+5. Их расположение в разных подсемействах различно: 3+3 (иногда больше) дистальных и 1+1 базальных — у *Neanurinae*; 2+2 и 1—2+1—2 соответственно в других подсемействах. Прыгательная вилка *Neanuridae*, даже хорошо развитая, остается довольно короткой и не достигает вентральной трубки (за исключением р. *Pseudanurida* — рис. 49, 7), часто редуцирована или отсутствует полностью.

Конец брюшка у ряда форм раздвоен (*Neanurinae*). Анальные шипы имеются лишь у *Friesea* и *Oudemansia*.

Признаки хетотаксии также используются для различения родов и надродовых таксонов. Так, у всех *Neanuridae* отсутствуют латеральные микросенсиллы на III сегменте груди, имеющиеся у *Odontellidae*. Стабильность хетотаксии 4-го членика усика в подсемействе *Neanurinae* позволяет четко обособить данный таксон в пределах семейства. У *Neanurinae* и *Mogulinae* отсутствуют непарные хеты на VI сегменте брюшка (не считая вентральной микрохеты), а у представителей остальных подсемейств они имеются (хета р0) (Deharveng, 1981a, 1983). Хорошо дифференцированный хетом (гетерохетность) свойствен большинству *Neanurinae* и *Mogulinae*, у остальных дифференциация хет, как правило, слабая (гомохетоз).

Рис. 48. Сем. *Neanuridae*. Ротовые части (по Деарвану, Денису, Йосии, Кассаньо, Массу, Стаху, Фьелльбергу, Эллису и ориг.)

1, 2 — головка максиллы: 1 — *Brachystomella parvula*, 2 — *Friesea ajurcata*; 3—19 — головка максиллы (слева) и дист. часть мандибулы (справа): 3 — *F. jeanneli*, 4 — *Gisinea delhezi*, 5 — *Pseudachorutina angelieri*, 6 — *Anuridella calcarata*, 7 — *Anurida papillosa*, 8 — *A. granaria*, 9 — *Anurachorutes martynovae*, 10 — *Micranurida pygmaea*, 11 — *Pseudachorutes dubius*, 12 — *Pseudachorutella asigillata*, 13 — *Protachorutes pyrenaicus*, 14 — *Mogulina gigantea*, 15 — *Mogulodes serratus*, 16 — *Protanura pseudomuscorum*, 17 — *Lathriopyga primiginea*, 18 — *L. longiseta*, 19 — *Neanura muscorum*. МК — максиллярный коготок; Л — ламеллы максиллы

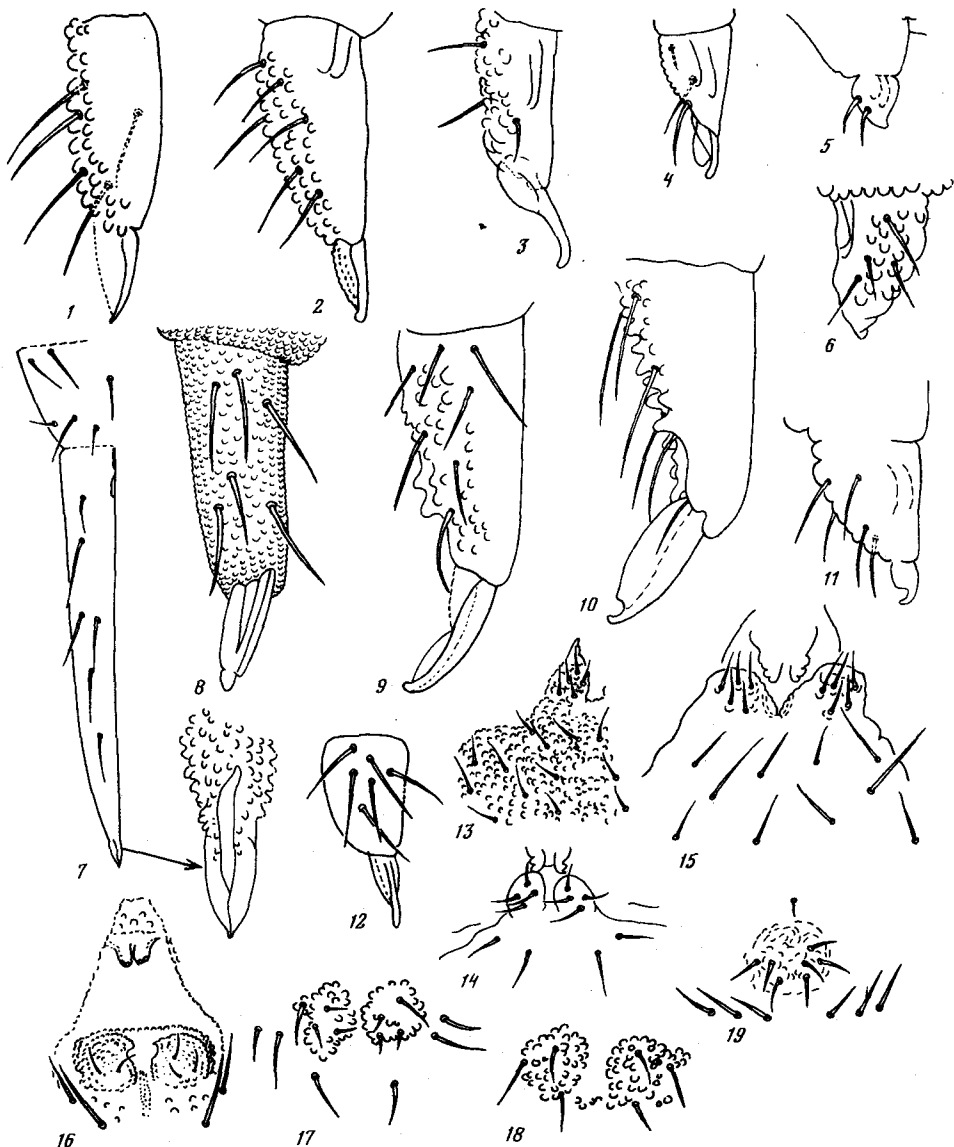


Рис. 49. Сем. Neanuridae. Прыгательные вилки (по Вайнер и Нacht, Даллаи, Деарвану и Лиенару, Деламаар Дебуттивиллю и Массу, Денису, Дунгеру, Кассаньо, Лоуренсу, Массу, Стаху, Тибо и Массу, Шептицкому, Фьелльбергу)

1 — *Brachystomella parvula*; 2 — *Tremoisea enigmatica*; 3 — *Friesia (Conotelsa) petiti*; 4 — *F. (Friesia) baltica*; 5 — *F. (F.) mirabilis*; 6 — *Gisineia delhezi*; 7 — *Pseudanurida dollfusi*; 8 — *Ceratrimeria harrisi*; 9 — *Pseudachorutella asigillata*; 10 — *Pseudachorutes dubius*; 11 — *P. boernerii*; 12 — *Furculanurida duodecimoculata*; 13 — *Stachorutes longirostris*; 14 — *S. dematteisi*; 15 — *Cassagnaudina coiffati*; 16 — *Pratanurida cassagnaudi*; 17 — *P. foxi*; 18 — *Anurida (Aphoromma) granaria*; 19 — *Granaturida tuberculata*

А. Фьелльберг описал базисную хетотаксию дорсальной поверхности тела Neanuridae и указал отклонения от нее в разных родах (Fjellberg, 1985b) (рис. 50, 1, 2). I сегмент груди с 1 рядом, включающим от 1+1 до 4+4, хет. II и III сегменты груди могут иметь хеты: а 1—5, m 3—6, p 1—5. Сенсиллы всегда в положении p3 и m6. I—IV сегменты брюшка могут нести хеты а1, а3—5, m3—5, p1—5, сенсилла всегда в позиции p4 V сегмент брюшка может быть с хетами а1—5, p1—5, сенсилла всегда в позиции p3.

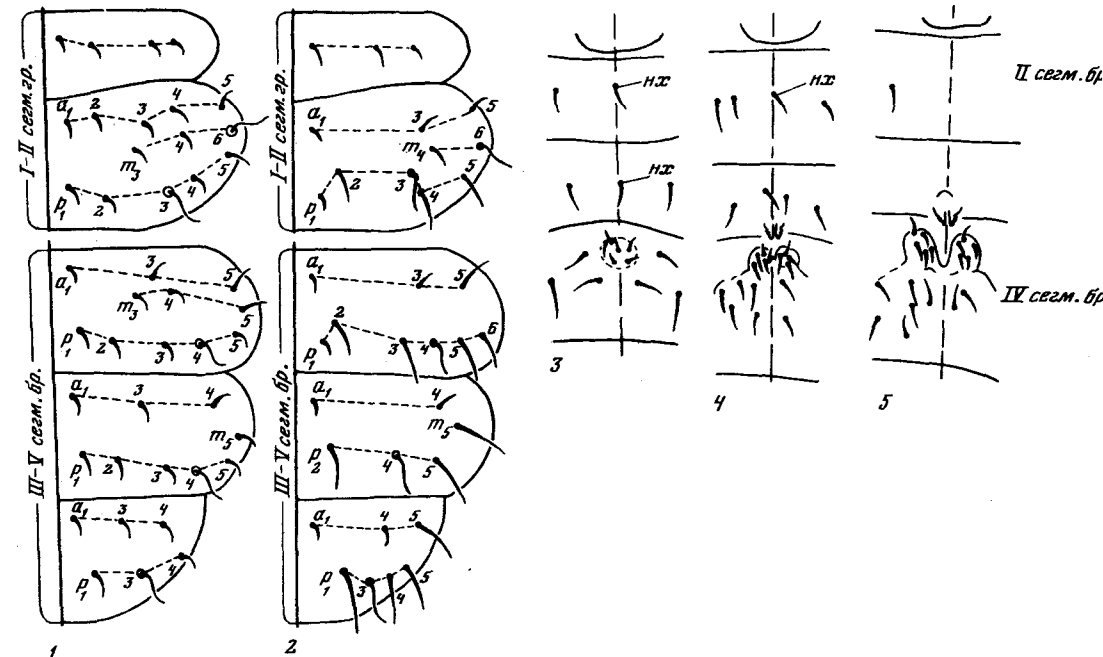


Рис. 50. Сем. Neanuridae. Элементы хетотаксии тела (по Деарвану, Фьелльбергу)

1, 2 — дорс. хетотаксия: 1 — примитивный вариант (*Pseudachorutes cf. subcrassoides*), 2 — продвинутый вариант (*Anurida vulcanica*); 3—5 — вентр. хетотаксия II—IV сегм. брюшка: 3 — *Micranurida meridionalis*, 4 — *Stachorutes sp.*, 5 — *Protachorutes pyrenaicus*. нх — непарная срединная хета

В целом наиболее полная, примитивная хетотаксия обнаружена у видов из родов *Pseudachorutes* и *Pseudachorutella*. Примитивным признаком считается наличие хет а2 и m3 на груди. Разные этапы редукции хетом иногда наблюдаются в пределах одного рода, например *Anurida*. Относительно продвинутой хетотаксией обладают представители подсемейства Neanurinae, для которых характерно отсутствие p1 на I—IV сегментах брюшка.

Вентральная хетотаксия пока слабо используется в таксономии семейства, однако при описании родов Pseudachorutinae учитывают наличие непарных срединных хет на II и III стернитах брюшка (рис. 50, 3—5).

В пределах Neanuridae выделяют 7 подсемейств (рис. 3). Среди них подсемейство Uchidanurinae, представители которого характеризуются наличием многих пальцевидных выростов на теле и часто — сильным неохетозом, не встречается в Голарктике и далее нами не рассматривается. Основное видовое разнообразие Neanuridae приурочено к тропическим и субтропическим районам.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ

1. I сегм. гр. слит с головой (рис. 23, 7) **Caputanurinae**
- I сегм. гр. не слит с головой 2
2. Тело, как правило, с рядами округлых бугорков на дорс. поверхности (рис. 24, 2—8). Если бугорки отс., то 4-й чл. ус. с 8 сенсиллами, 4 триплетами длинных притупленных хет и i-хетой (рис. 52, 13). Прыг. вилка отс. Задний край VI сегм. бр. обычно с выемкой 3
- Ряды округлых бугорков на теле отс.; если имеются, то присутствует прыг. вилка. Хетотаксия 4-го чл. ус. иная. VI сегм. бр. округлый, без выемки 4

3. ПАО имеется (рис. 13, 3) **Morulinae**
 — ПАО отс. **Neanurinae**
 4. Мандибулы отс. Головка максиллы короткая, характерной формы (рис. 48, 1). Сенсиллы 4-го чл. ус. не дифференцированы (рис. 12, 5) **Brachystomellinae**
 — Мандибулы имеются. Головка максиллы удлинённая, иной формы. Сенсиллы 4-го чл. ус. обычно дифференцированы 5
 5. ПАО отс. VI сегм. бр. с ан. шипами (обычно 3 или более) или шиповидными хетами, иногда без них. Головка максиллы характерной треугольной формы (рис. 48, 2, 3) **Frieseinae**
 — ПАО имеется, реже отс. Ан. шипы и шиповидные хеты отс.; если имеются, то головка максиллы стилетовидная **Pseudachorutinae**

ПОДСЕМЕЙСТВО BRACHYSTOMELLINAE

Тело широкое, относительно короткое. Окраска синих и коричневых оттенков, либо белая. 3-й и 4-й чл. ус. полностью слиты. Сенсиллы 4-го чл. ус. почти не отличаются от длинных притупленных хет (рис. 12, 5). Ротовой конус короткий, в профиль полукруглый. Нижняя губа с хетами L и B, первая иногда отсутствует. Головка максиллы без ламелл, с апикальными зубцами или без них, ее форма варьирует слабо (рис. 48, 1). Мандибула полностью отсутствует. ПАО состоит из нескольких или многих лопастей. 8+8 глазков, иногда глаза редуцированы или отсутствуют. Прыгательная вилка обычно хорошо развита, мукро четко обособлен, реже прыгательная вилка редуцирована или отсутствует. Анальные шипы отсутствуют.

В Голарктике встречается только один род — *Brachystomella*.

Род *Brachystomella* Agren, 1903

Син.: *Chondrachorutes* Wahlgren, 1906; *Brachygastrura* Rapoport, 1962

Типовой вид: *Brachystomella maritima* Agren, 1903

Тело широкое, короткое (рис. 23, 6). Окраска часто синяя или фиолетово-красная, иногда пигмент редуцирован до нескольких пятен или полностью отс. Длина тела в среднем около 1 мм, у отдельных видов — до 3 мм. Рот. конус короткий. Верхняя губа — см. рис. 47, 12. Нижняя губа с L и B хетами (рис. 10, 10). Головка максиллы квадратная (рис. 48, 1), у тропических форм иногда округлой или вытянутой формы. Глазков обычно 8+8. ПАО состоит из небольшого количества лопастей (4—6), не более 10 (рис. 46, 11). Коготок часто с внутр. зубцом. Вентр. трубка с 4+4 хетами. Прыг. вилка и зацепка у европейских форм хорошо развиты (денс с 5—6 хетами) (рис. 49, 1). Без криптопигии.

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

ПОДСЕМЕЙСТВО FRIESEINAE

Тело удлиненное (*Friesea*, *Gisinea*) или более широкое, уплощенное (*Tremoisea*). Окраска синих оттенков или белая (рис. 23, 1). Грануляция покровов тонкая, равномерная, иногда усилена на голове, усиках и конце тела.

3-й и 4-й членики усика разделены. 4-й членик с 5—6 удлиненными или расширенными сенсиллами (обычно имеются S1—S4 и S7, S8).

Ротовой конус всегда расширен. В профиль он может быть полукруглый (*Friesea*) либо удлиненный, клювовидный (*Gisinea*, *Tremoisea*) (рис. 47, 1, 2). Верхняя губа с 8—12 хетами. Нижняя губа без лабиального органита. Хеты L и B у *Friesea* имеются. У *Gisinea* и *Tremoisea* в дистальной части нижней губы присутствуют 2+2 крошечные папиллы (рис. 47, 2). Мандибула с крючковидно загнутыми зубцами. Максилла очень характерна: головка в виде треугольника с двумя ламеллами (рис. 48, 2—4).

Коготок обычно с внутренним зубцом. Прыгательная вилка и зацепка в целом ре-

дуцированы. Анальные шипы и шиповидные хеты имеются (большинство *Friesea*) либо отсутствуют (*Gisinea*, *Tremoisea*).

Подсемейство *Frieseinae* включает 3 рода, все они встречаются в Голарктике. Род *Friesea* вслед за Maccy (Massoud, 1967) принят нами в широком понимании.

Определительная таблица родов и подродов

1. Рот. конус вытянут (рис. 47, 2). Ан. шипы отс. 2
 — Рот. конус короткий (рис. 47, 1). VI сегм. бр. с 3 и более шипами или шиповидными хетами (рис. 51, 6, 7). Редко имеется 2 шипа или шипы отс.

***Friesea* von Dalla Torre, 1895**

Син.: *Triaena* Tullberg, 1871 non Hübner, 1818; *Macgillivraya* Grote, 1894 non Forbes, 1852; *Polyacanthella* Schäfer, 1897; *Achorutoides* Willem, 1901; *Triaenura* von Olfers, 1907; *Subantarctica* Salmon, 1949; *Colanavis* Salmon, 1949; *Setanurida* Salmon, 1954; *Pseudofriesea* Salmon, 1964; *Neocolanavis* Salmon, 1964

Типовой вид: *Triaena mirabilis* Tullberg, 1871

Тело удлиненное (рис. 23, 1). Длина в среднем около 1 мм (от 0,4 до 2,3). Окраска от темно-синей до белой. Грануляция покровов тонкая, равномерная. 4-й чл. ус. с 6 сенсиллами, апик. везикула обычно простая (рис. 46, 1). Верхняя губа с 2 срединными хетами и 5 парами латеральных (рис. 47, 10). Нижняя губа срезана в апик. части, с 7 парами срединных хет и 6 парами латеральных. Хеты L и B присутствуют (рис. 47, 3). Мандибула отн. широкая. Головка максиллы с 2 зубчатыми ламеллами, расположенными в углублении максиллярного коготка, одна ламелла свободная, другая — слита с коготком (рис. 48, 2, 3). Глазков от 8+8 до 1+1, редко глаза отс. Коготки ног обычно с внутр. зубцами, иногда с латер. зацепка и прыг. вилка сильно варьируют, но у большинства видов редуцированы (рис. 49, 3—5).

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

Выделяются 2 подрода:

- a. Прыг. вилка хорошо развита, (рис. 49, 3) подрод ***Conotelsa* Denis, 1925**

Типовой вид: *Polyacanthella* (*Conotelsa*) *acuminata* Denis, 1925

- Прыг. вилка редуцирована (рис. 49, 4, 5) подрод ***Friesea* s. str.**

2. Прыг. вилка хорошо развита, мукро отделен от денс (рис. 49, 2). Сенсиллы 4-го чл. ус. удлинённые, цилиндрические ***Tremoisea* Cassagnau, 1973**

Типовой вид: *Tremoisea enigmatica* Cassagnau, 1973

Габитус типа *Pseudachorutes*. Тело расширено, уплощено дорсовентр. Длина 1,5—1,8 мм. Окраска темно-синяя, пятнистая. Гранулы кутикулы среднего размера, слабо увеличены на последних сегм. бр. Дорс. хетотаксия тела полная, примитивного типа, хеты короткие (гомохетоз). 4-й чл. ус. с 5 сенсиллами, 3-лопастной апик. везикулой и раздвоенным на вершине субапик. органитом. Нижняя губа с 1+1 длинной хетой в основании и 2+2 короткими латер. Верхняя губа с 3+3 короткими латер. хетами и 1+1 длинной апик. (рис. 47, 2). Головка максиллы без бахромчатых ламелл. 8+8 глазков. Коготок с внутр. зубцом.

Распространение: Греция, о-в Крит.

- Прыг. вилка редуцирована (рис. 49, 6). Сенсиллы 4-го чл. ус. короткие и расширенные (рис. 46, 2) ***Gisinea* Massoud, 1965**

Типовой вид: *Gisinea delhezi* Massoud, 1965

Габитус типа *Friesea*. Тело цилиндрическое, длина около 2,5 мм, окраска белая. Гранулы кутикулы увеличены на голове, усиках и последних сегм. бр. 4-й чл. ус. с 6 сенсиллами и 3-лопастной везикулой в субапик. положении. Верхняя губа с крупной грануляцией, несет 2 срединные макрочеты, 3 пары обычных и 1 — шиповидных хет. Нижняя губа тонко гранулирована, с 5 парами обычных коротких хет, дист. часть без грануляции, но с 2+2 папиллами. Мандибула очень тонкая. Максилла с 2 особыми ламеллами: одна маленькая, в виде внутр. зуба, др. — широкая, охватывает часть максиллярного коготка (рис. 48, 4). 3+3 мелких глазка. Коготки ног удлинённые, без зубцов.

Распространение: пещеры Бельгии.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDACHORUTINAE

Тело широкое и короткое, иногда уплощено дорсовентрально. В окраске преобладают разные оттенки синего. Пигмент обычно распределен равномерно. У ряда форм тело белое. Покровы, как правило, сильно гранулированы.

Хетотаксия 4-го членика усика варьирует. Обычно имеется 5—6 сенсилл, удлинённых, реже пламенивидных или грибовидных (рис. 46, 3—8). Иногда имеется изогнутая мик-

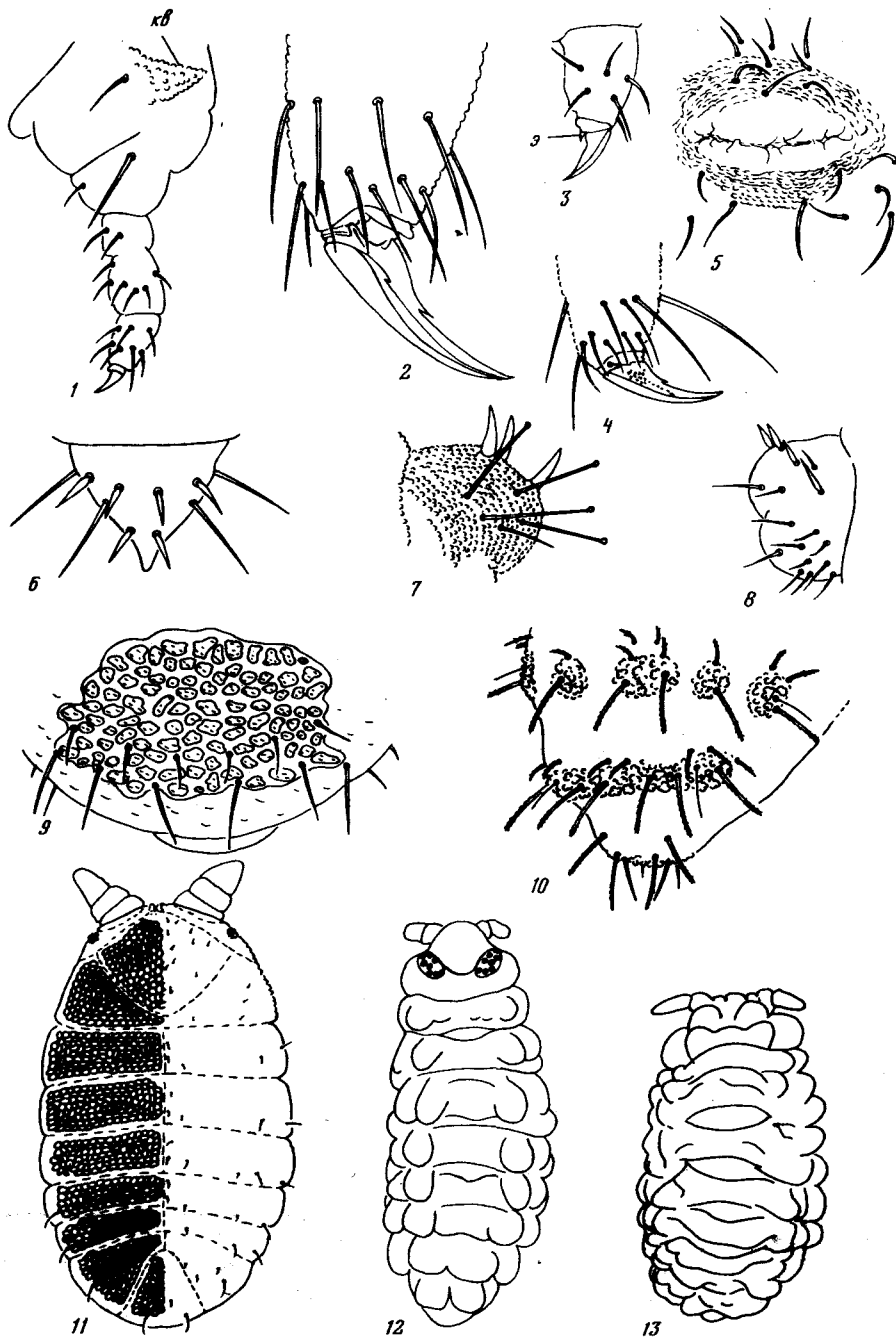


Рис. 51. Сем. Neanuridae. Детали строения (по Деламаар Дебуттвиллю, Кассаньо, Ли, Массу, Русеку, Стаху и ориг.)

1 — 3-я пара ног *Anuridella calcarata*; 2—4 — дист. часть 3-й пары ног: 2 — *Pseudachorutes dubius*, 3 — *Lanzhotia brachycera*, 4 — *Endonura* (у автора — *Biloba*) *tetraphthalma*; 5 — брюшной орган *Gastranurida*; 6 — шиповидные хеты (*Friesia acuminata*); 7, 8 — ан. шипы: 7 — *F. clavisea*, 8 — *Oudemansia petiti*; 9 — ретикуляция на дорс. поверхности V сегм. бр. *Protachorutes pyrenaeus*; 10—12 — дорс. туберкулы: 10 — *Anurachorutes martynovae* (IV—VI сегм. бр.), 11 — *Caputanurina serrata*, 12 — *Gamachorutes verucosus*; 13 — паратергиты типа *Ceratrimeria*. кв — конический вырост; 9 — эмподий

росенсилла. Субапикально расположен органит. Вентральная поверхность 4-го членика усика иногда несет сенсорное поле (некоторые *Ceratrimeria*). Строение АО варьирует. Внутренние сенсиллы расположены в углублении либо в складке покровов, реже открыто. Защитные сенсиллы АО (дорсальная и вентральная) иногда резко отличаются одна от другой по размеру и форме (*Lanzhotia*, *Micranurida*, *Philotella*).

Ротовой конус вытянутый заостренный либо короткий. На нижней губе хеты L и B имеются или отсутствуют. У некоторых *Pseudachorutinae* обнаружены 1 или 2 лабиальных органита. Верхняя губа с 9—12 хетами.

Мандибула тонкая или расширенная, обычно с многими, реже 2 зубцами. Строение головки максиллы варьирует, но в целом различают 2 типа: 1) сложный, как у *Anuridini* (всегда сильно развиты ламеллы, несущие зубчики или бахрому — рис. 48, 5—9); 2) простой, как у *Pseudachorutini* (головка стилетовидная, часто из 2—3 ламелл, свободных или полностью слитых). Ламеллы никогда не несут бахромы или зубчиков, кроме нескольких апикальных (рис. 48, 10—13).

Набор глазков полный или редуцированный, иногда глаза отсутствуют. У представителей большинства родов ПАО имеется, состоит из лопастей, расположенных в 1 ряд по кругу или овалу, редко в несколько рядов — ПАО в виде морулы (рис. 46, 9, 10, 12—14; 13, 3).

На сегментах груди и брюшка иногда выражены паратергиты — поперечные складки в виде дополнительных сегментов. Выделяют 2 основных типа паратергитов: 1) как у *Pseudachorutes* и 2) как у *Ceratrimeria*. В первом случае паратергиты развиты слабо, иногда лишь на грудных сегментах. V сегмент брюшка не деформирован, VI не скрыт под V. Во втором случае паратергиты развиты сильно, заметно выступают. Сегменты груди и брюшка подразделены поперечными складками. Тело уплощено дорсовентрально и расширено. VI сегмент брюшка вдавлен в V или скрыт под ним (рис. 51, 13).

Эмподий на ногах отсутствует, за исключением р. *Lanzhotia*, у которого он имеется в виде рудимента (рис. 51, 3). Субкоксy III, иногда и II пар ног у *Anuridella* несут специфические конические выросты (рис. 51, 1).

У *Gastranurida* II сегмент брюшка имеет особый орган в виде поперечного валика (рис. 51, 5), отсутствующий у всех других видов коллембол. Вентральная трубка обычно с небольшим числом хет: 4+4, редко 3+3. Зацепка и прыгательная вилка развиты нормально либо находятся на разных этапах редукции (рис. 49, 7—19). Анальные шипы отсутствуют, кроме видов р. *Oudemansia*. VI сегмент брюшка иногда скрыт под V (криптопигия).

Дифференциация хетома, как правило, слабая (гомохетоз). Сенсиллы на теле обычно в 2—3 раза длиннее обычных хет. В последнее время в диагнозах родов *Pseudachorutinae* широко используют дорсальную и вентральную хетотаксию тела. В качестве ключевых признаков отмечают наличие хеты a0 на голове, a2 — на II тергите груди, хеты m3 — на II—III тергитах груди и a3 — на IV—V тергитах брюшка, p1 и p2 — на различных сегментах, непарной хеты — на VI тергите брюшка, количество микрохет на анальных створках, наличие непарных срединных хет на II и III стернитах брюшка (рис. 50).

В пределах подсемейства *Pseudachorutinae* выделяют 2 трибы: 1) *Anuridini* (в Голарктике рода *Anurida*, *Anuridella*, *Anurachorutes*, *Cassagnaudina*, *Gastranurida*, *Pseudachorudina*) с зубчатыми и бахромчатыми ламеллами на максилле; 2) *Pseudachorutini* (рода *Ceratrimeria*, *Gamachorutes*, *Grananurida*, *Furculanurida*, *Lanzhotia*, *Micranurida*, *Oudemansia*, *Pratanurida*, *Philotella*, *Protachorutes*, *Pseudachorutella*, *Pseudachorutes*, *Pseudanurida*, *Stachorutes*) с гладкими или слитыми в стилет ламеллами. Описание рода *Rusekella*, часть видов которого имеет максиллу первого типа, а другая часть — второго, требует поиска новых дополнительных критериев для разделения этих триб.

Мы приводим общую для 2 триб определительную таблицу 21 рода. За основу нами принято выделение родов *Pseudachorutinae* Массу (*Massoud*, 1967), добавлены рода, описанные позднее.

Определительная таблица родов и подродов

1. Ан. шипы на VI сегм. бр. имеются (рис. 51, 8) **Oudemansia** Schött, 1893

Типовой вид: *Oudemansia coerulea* Schött, 1893

Габитус типа *Pseudachorutes*. Окраска черная, темно-синяя, красно-синяя. Длина тела: 1—2 мм. 4-й чл. ус. с 3-лопастной апик. везикулой. Внутр. сенсиллы АО расположены открыто. Рот. конус сильно вытянут. Верхняя губа с длинными хетами в дист. части и короткими — в проксимальной. Нижняя губа с 12—13 хетами. Мандибула с многими зубцами. Максилла стилетовидная, со слитыми ламеллами. 8+8 глазков. ПАО отс. Прыг. вилка хорошо развита, денс с 6 дорс. хетами. 2 или 4 ан. шипа. Литоральные виды.

Распространение: в основном тропические районы, в Голарктике — Япония.

- Ан. шипы на VI сегм. бр. отс. 2
- 2. ПАО отс. 3
- ПАО имеется. 4
- 3. Прыг. вилка очень длинная, заходит за вентр. трубку (рис. 49, 7).

Pseudanurida Schött, 1901

Син.: *Pseudachorutides* Becker, 1905; *Neachorutes* Womersley, 1933

Типовой вид: *Pseudanurida billitonensis* Schött, 1901

Интенсивного темно-синего цвета (рис. 19, 2), длина тела 1—2,5 мм. Кутикула с крупной грануляцией. Усики длинные, равны или превышают диагональ головы. Апик. части усиков направлены друг к другу. 4-й чл. ус. с крупными гранулами на вершине. Внутр. сенсиллы АО расположены открыто. Рот. конус очень длинный. Нижняя губа с 10 хетами. Мандибула с зубчатой вершиной. Максилла стилетовидная, с маленькой ламеллой или без нее. 8+8 глазков. Коготок обычно с внутр. зубцом. Прыг. вилка очень длинная, денс со всех сторон покрыт коническими гранулами, мукро также сильно гранулирован, с 4 ламеллами (рис. 49, 7). VI сегм. бр. заметно удлин. Галофильные, в основном литоральные виды.

Распространение: тропические районы, в Голарктике — Япония, п-ов Корея.

- Прыг. вилка не достигает вентр. трубки **Pseudachorutella** Stach, 1949

Син.: *Montachorutes* Stach, 1949

Типовой вид: *Pseudachorutes asigillatus* Börner, 1901

Габитус как у *Pseudachorutes*. Окраска темно-синяя. Длина тела около 2 мм. 4-й чл. ус. с 3-лопастной апик. везикулой. Внутр. сенсиллы АО прямые, наклоненные или в виде секиры. Рот. конус вытянут. Мандибула с различным количеством зубцов. Максилла со слитыми или отделенными ламеллами, бахромы и зубцы на которых всегда отс. (кроме апик.). 8+8 глазков. Коготок с внутр., иногда с латер. зубцами. Без криптопигии.

Распространение: Европа, Ю. и С. Америка, о-в Новая Гвинея; СССР (сев.-зап. районы европейской части).

- 4. Прыг. вилка не редуцирована: мукро развит и всегда отделен от денс. Зацепка имеется (рис. 49, 8—12). 5
- Прыг. вилка частично редуцирована: денс укорочен, мукро отс. (если имеется, то слит с денс). Зацепка имеется (рис. 49, 14—16). 10
- = Прыг. вилка рудиментарна, в виде 1—2 маленьких бугорков (рис. 49, 17—19) или полностью отс. Зацепка отс. 14
- 5. Максилла с сильно развитыми зубчатыми или бахромчатыми ламеллами (рис. 48, 5). Рот. конус короткий **Pseudachorudina** Stach, 1949

Типовой вид: *Pseudachorutes falteronensis* Denis, 1926

Габитус как у *Pseudachorutes*. Окраска темно-синяя. Длина тела 1—2,5 мм. Апик. везикула 4-го чл. ус. простая или 3-лопастная. Структура АО варьирует. Мандибула с неск. зубцами. 8+8 глазков. В ПАО от нескольких до 20 лопастей. Без криптопигии.

Распространение: Европа, С. Африка, о-в Новая Гвинея, Новая Зеландия, С. Америка.

- Максилла стилетовидная, ламеллы без зубцов и бахромы (рис. 48, 11, 12). Рот. конус б. м. вытянут и заострен 6
- 6. Дорс. поверхность тела с выступающими округлыми бугорками-туберкулами (рис. 51, 12) **Gamachorutes** Cassagnau, 1978

Типовой вид: *Gamachorutes verrucosus* Cassagnau, 1978

Габитус напоминает представителей подсем. *Neanurinae*. Длина тела 1—1,7 мм. Туберкулы с группами коротких хет. Макрохеты отс. Окраска синяя. Пигмент расположен под покровами в особых папиллах, неизвестных у др. *Poduromorpha*. Грануляция кутикулы очень сильная

и специфичная. 8+8 глазков. ПАО овальный из 10—12 лопастей, скрыт в складке кутикулы. Прыг. вилка как у *Pseudachorutes*. Монотипический род. В основном в горах.

Распространение: 3. Средиземноморье.

- Дорс. поверхность тела без подобных туберкул 7
- 7. Паратергиты развиты слабо, не выступают. Тело не уплощено 8
- Паратергиты развиты сильно, широкие, выступающие. Тело уплощено (рис. 51, 13) **Ceratrimeria** Börner, 1906

Син.: *Tasmanura* Womersley, 1937; *Megachorutes* Handschin, 1942; *Zealandmeria* Stach, 1949; *Neozealandella* Salmon, 1964

Типовой вид: *Schoettella maxima* Schött, 1901

Окраска синяя, черная. Длина тела — 2—4 мм. 4-й чл. ус. значительно длиннее остальных, на вентр. поверхности много коротких хет, апик. везикула 3-лопастная. Внутр. сенсиллы АО расположены в складке кутикулы. Рот. конус вытянут. Максилла стилетовидная. 8+8 глазков. Количество лопастей в ПАО варьирует. Коготки крупные, обычно с внутр. зубцом. Прыг. вилка — см. рис. 49, 8. VI сегм. бр. виден с дорс. стороны или полностью скрыт под V.

Распространение: Япония, Ю.-В. Азия, Индия, Австралия, Новая Зеландия, о-в Тасмания.

- 8. С 8+8 глазками **Pseudachorutes** Tullberg, 1871

Син.: *Gnathocephalus* MacGillivray, 1893; *Sphagiphora* Houlbert, 1924; *Metachorudina* Massoud, 1963; *Neoafricella* Salmon, 1964

Типовой вид: *Pseudachorutes subcrassus* Tullberg, 1871

Габитус — см. рис. 23, 2. Длина тела в среднем 1—2 мм. Окраска темно-синяя, светло-синяя с темными пятнами, коричневая. 4-й чл. ус. с простой или 3-лопастной апик. везикулой, редко с многочисленными короткими хетами на вентр. поверхности усика. Внутр. сенсиллы АО расположены в углублении покровов. Рот. конус вытянут. Нижняя губа — см. рис. 47, 6, 7. Мандибула с 2 и более зубцами, головка максиллы обычно стилетовидная, с 2 ламеллами (рис. 48, 11). ПАО из нескольких или многих (до 30) лопастей (рис. 46, 9, 10). Коготки с зубцами или без них. Зацепка с 3+3 зубцами. Прыг. вилка — см. рис. 49, 10, 11. Без криптопигии.

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

- Менее 8+8 глазков 9
- 9. 4-й чл. ус. с 7 сенсиллами (у встречающихся в Голарктике видов) **Furculanurida** Massoud, 1967

Типовой вид: *Micranurida africana* Massoud, 1963

Габитус сходен с *Micranurida*. Окраска от синей до белой. Длина тела 0,4—1,6 мм. Сенсиллы 4-го чл. ус. длинные цилиндрические. Апик. везикула простая или 3-лопастная. Внутр. сенсиллы АО расположены в складке покровов, защитные длинные прямые или короткие шиповидные, имеется 1 маленькая дополнительная сенсилла. Максилла стилетовидная, с 2 слитыми ламеллами. Мандибула с несколькими или многими зубцами. Нижняя губа — см. рис. 47, 8. В ПАО от 4 до 22 лопастей. От 0 до 7 глазков с каждой стороны головы. Эмподий и головчатые волоски на тибготарзусе отс. Прыг. вилка у форм, встречающихся в Голарктике, развита нормально (рис. 49, 12), у некоторых тропических — редуцирована. Без криптопигии.

Распространение: С. и Ц. Африка, Ю. Америка.

- 4-й чл. ус. с 6 сенсиллами **Stachorutes**
- (часть видов, диагноз см. ниже)
- 10. Глазков 5+5 или меньше **Stachorutes** Dallai, 1973
- (часть видов)

Типовой вид: *Stachorutes dematteisi* Dallai, 1973

Размеры мелкие — до 1 мм. Окраска — от синей до белой. Кутикула сильно гранулирована. 4-й чл. ус. с 6 цилиндрическими сенсиллами. Внутр. сенсиллы АО расположены в складке кутикулы, защитные — удлиненные. Нижняя губа без хет (L) на папиллах. Мандибула с 2—3 тонкими зубцами. Максилла стилетовидная. ПАО с 4—10 лопастями. II тергит груди с хетой a2; m1 отс. на II и III сегм. гр. и IV сегм. бр. Прыг. вилка обычно редуцирована, мукро развит или отс. (рис. 49, 13, 14). Без криптопигии. Непарная хета на II стерните бр. имеется или отс., на III — отс.

Распространение: горы 3. Европы и С. Америки.

- С. 8+8 глазками 11
- 11. Максиллы стилетовидные (рис. 48, 13) 12
- Максиллы с зубчатым коготком и зубчатыми ламеллами (рис. 48, 9) 13
- 12. В ПАО более 12 лопастей. VI сегм. бр. скрыт под V. Кутикула на голове и в конце тела обычно с участками ретикуляции (рис. 51, 9) . **Protachorutes** Cassagnau, 1955

Типовой вид: *Protachorutes pyrenaicus* Cassagnau, 1955
Тело уплощено, длина 2—3 мм. Окраска синяя, черная. Хеты относительно короткие. 4-й чл. ус. с 3-лопастной апик. везикулой и 7—8 длинными сенсиллами. Внутр. сенсиллы АО расположены в углублении кутикулы. Рот. конус вытянут. Мандибула с 2 крючковидными зубцами, максилла с 2—3 свободными ламеллами. Нижняя губа очень специфична (по Fjellberg, 1985a, как у *Pseudachorutes* cf. *indiana* — рис. 47, 6). II тергит гр. с хетой а2. II и III стерниты бр. без непарных срединных хет. Коготок отн. широкий, с явным внутр. зубцом. Зацепка с 3+3 зубцами. Прыг. вилка в виде 2 бугорков с 5—6 хетами каждый (рис. 50, 5). Монотипический горный род. Распространение: юг Франции.

— В ПАО 4—8 лопастей. Без криптопигии. Кутикула без ретикуляции
Pratanurida Rusek, 1973
(часть видов)

Типовой вид: *Pratanurida cassagnau* Rusek, 1973
Тело не уплощено, длина — 0,4—1,1 мм. Окраска синих оттенков равномерная или пятнистая. Гомохетоз. Внутр. сенсиллы АО расположены в небольшом углублении покровов. Рот конус заострен. Нижняя губа без хеты (L) на папилле и шипов. Мандибула с 2 зубцами, максилла стилетовидная. II тергит гр. с хетой а2. Коготки без зубцов. Зацепка и прыг. вилка находятся на разных стадиях редукции: 1) мукро имеется, но слит с денс, зацепка и прыг. вилка контактируют; 2) мукро отс., зацепка и прыг. вилка не соприкасается (рис. 49, 16); 3) оба органа отс. (рис. 49, 17). Без криптопигии. Распространение: Ц. Европа, Средиземноморье (о-в Крит), С. Америка (Аляска).

13. Тело с туберкулами типа *Neanura* (рис. 51, 10). Зацепка с 2+2 зубцами
Anurachorutes Kuznetzova et Potapov, 1988

Типовой вид: *Anurachorutes martynovae* Kuznetzova et Potapov, 1988
Габитус — см. рис. 23, 5. Окраска голубая, длина тела — 1,5 мм. Третичная грануляция хорошо выражена на всех тергитах тела, особенно на голове и конце бр. (рис. 51, 10). Дорс. хеты зазубрены. Гетерохетоз. 4-й чл. ус. с 6 цилиндрическими сенсиллами и 3-лопастной апик. везикулой. Внутр. сенсиллы АО расположены в углублении покровов, защитные длинные, слабо изогнуты, близки по размеру. Максилла типа Anuridini, мандибула с широким базальным зубцом и мелкими апик. (рис. 48, 9). Хетотаксия верхней губы у типового вида: 4/4, 3, 3, 2. Нижняя губа с 11 хетами, хета L отс. ПАО с 18—22 лопастями. Коготки с внутр. зубцами. II тергит гр. с хетой а2, но без m3; IV и V тергиты бр. с хетой а3. II и III стерниты бр. с непарными срединными хетами. Зацепка контактирует с прыг. вилкой, денс с 6 хетами, мукро отс. Без криптопигии. Монотипический род. Распространение: СССР (Гиссарский хребет).

— Тело без туберкул. Зацепка обычно с 3+3 зубцами
Cassagnaudina Massoud, 1967

Типовой вид: *Pseudachorudina coiffaiti* Cassagnau, 1955
Тело массивное, слегка уплощенное, длина 2—3 мм. Окраска от голубой до белой. Дорс. хеты гладкие. 4-й чл. ус. с 3-лопастной апик. везикулой. Внутр. сенсиллы АО расположены в углублении покровов. Рот. конус заострен, но вытянут слабо. Максилла типа Anuridini. ПАО овальный, из 20—29 лопастей. Коготки широкие, с крупными внутр. зубцами. Прыг. вилка — см. рис. 49, 15. Без криптопигии. Монотипический горный род. Распространение: Франция, Испания.

14. Субкокс 3-й пары ног с коническими выростами (рис. 51, 1). Глаза отс.
Anuridella Willem, 1906

Син.: *Anurodes* Bagnall, 1949
Типовой вид: *Anuridella marina* Willem, 1906
Габитус как у Anurida. Тело белое, длина — от 0,5 до 2 мм. Грануляция кутикулы сильная, но равномерная. Апик. везикула на 4-м чл. ус. крупная, из нескольких лопастей. Внутр. сенсиллы АО расположены в складке кутикулы. Рот. конус округлый. Мандибула специфична: с полукруглой тонокозубчатой ламеллой и 1—2 апик. зубцами (рис. 48, 6). Максилла типа Anuridini. ПАО из 8—20 лопастей (рис. 13, 2). Конический вырост на субкоксе м. б. не только на 3-й, но и на 2-й паре ног. Без криптопигии. Галофильные, литоральные виды. Распространение: морские побережья Европы, С. Америки; в СССР — Кавказ.

— Субкокс 3-й пары ног без подобных выростов. Глаза имеются или отс. 15
15. II сегм. бр. с особым поперечным валиком на вентр. стороне (рис. 51, 5)
Gastranurida Bagnall, 1949

Типовой вид: *Anurida denisi* Bagnall, 1939
Тело широкое, окраска темно-синяя, длина — 2 мм. Апик. везикула 4-го чл. ус. 3-лопастная.

Внутр. сенсиллы АО расположены открыто. Рот. конус короткий. Максилла с 4 зубчатыми и бахромчатыми ламеллами. Мандибула специфична: несет зубцы, покрытые более мелкими зубчиками. 3+3 глазка. ПАО округлый, из 15—20 лопастей. Без криптопигии. Литоральные формы. Распространение: атлантическое побережье Англии и Франции.

— Поперечный валик на вентр. стороне II сегм. бр. отс. 16
16. Хета а2 на II тергите гр. имеется (рис. 50, 1) 17
— Хета а2 на II тергите гр. отс. (рис. 50, 2) 18
17. Нижняя губа с хетами (L) на папиллах (рис. 47, 4). Максилла с 2 ламеллами
Rusekella Deharveng, 1982

Типовой вид: *Rusekella cantabrica* Deharveng, 1982
Габитус сходен с Micranurida. Окраска синяя. Длина тела — 0,5—0,8 мм. Гомохетоз. На 4-м чл. ус. апик. везикула простая или 3-лопастная, сенсиллы почти цилиндрические (их 5), иногда имеется 1 загнутая микросенсилла (рис. 46, 5). Защитные сенсиллы АО длинные, вентр. — S-образная. Хетотаксия верхней губы: 4/2, 3, 5, 2. Мандибула с 4—7 зубцами. Максилла с 2 слабо зубчатыми или слитыми в стилет ламеллами. Часть видов имеет рот. части типа Pseudachorutini, другая — типа Anuridini. 5—8 глазков с каждой стороны головы. ПАО из 6—10 лопастей. Хета а0 на голове отс. Коготки без зубцов. На II, III тергитах гр. и IV — бр. хеты m1 отс. Тергит VI сегм. бр. с непарной хетой. II и III стерниты бр. несут по непарной срединной хете. Прыг. вилка отс., на ее месте 6 микрохет. Ан. лопасти с 3 микрохетами каждая. Распространение: Испания, Франция.

— Нижняя губа без хет (L) на папиллах. Максиллы стилетовидные Pratanurida
(часть видов, диагноз рода см. выше)

18. Эмподий имеется (рис. 51, 3) VI сегм. бр. полностью скрыт под V. Глаза отс.
Lanzhotia Rusek, 1985

Типовой вид: *Lanzhotia brachycera* Rusek, 1985
Тело уплощено дорсовентр., очень мелкие (0,3 мм), белые. Кутикула с крупной грануляцией. Уски очень короткие, 4-й чл. с 5 толстыми грибовидными сенсиллами. Защитные сенсиллы АО длинные: дорс. S-образная, вентр. C-образная. Рот. конус короткий. Мандибула с 2 крупными апик. зубцами, максилла стилетовидная, с 2 апик. зубчиками. ПАО округлый, из 6—7 лопастей. Хетотаксия тела сильно редуцирована: на всех сегм. гр. и бр. полностью отс. m-ряд хет. Вентр. трубка с 3+3 хетами. Непарные срединные хеты на II—III стернитах бр. отс. Распространение: Ср. Европа.

— Эмподий отс. Без криптопигии. Глаза имеются или отсутствуют 19
19. Рот. конус вытянут. Максилла стилетовидная, ламеллы отс. или слабо развиты 20
— Рот. конус короткий. Максилла с четкими зубчатыми ламеллами (рис. 48, 7, 8)
Anurida Laboulbène, 1865

Син.: Hypanurida Denis, 1931
Типовой вид: *Achorutes maritimus* Guérin in Lucas et Guérin, 1838
Гетерогенный род. Тело массивное, с синим пигментом или белое (рис. 23, 4). Большинство видов отн. крупного размера: до 3—4 мм, но есть и мелкие — 0,5—1 мм. Гомо- или гетерохетоз, иногда сильный неохетоз. Дорс. хеты у ряда видов зазубрены. Кутикула обычно сильно гранулирована, иногда с полями более крупных гранул. Апик. везикула на 4-м чл. ус. часто 3-лопастная, субапикально расположен органит, дорс. утолщенных сенсилл обычно 6, одна из них может отс. Нижнюю и верхнюю губу см. на рис. 47, 5, 13. Мандибула крупная, с широкими зубцами. Головка максиллы с зубчатым коготком и 3 зубчатыми или бахромчатыми ламеллами (2 вентр. и 1 дорс.) (рис. 48, 7, 8). Количество глазков у большинства видов редуцировано до 5+5 и меньше, иногда глаза отс. ПАО округлый или овальный, включает от нескольких до 40 лопастей, иногда некоторые из них находятся в центре ПАО (рис. 46, 13). Внутр. зубцы на коготках имеются или отс. Распространение: голарктический род; в СССР — по всей территории.

Выделяются 2 подрода:
а. Рудимент прыг. вилки отс. подрод Anurida s. str.
— Рудимент прыг. вилки имеется (рис. 49, 18) подрод Aphoromma MacGillivray, 1893
Типовой вид: *Anoura granaria* Nicolet, 1847

20. С 5+5 глазками Philotella Najt et Weiner, 1985
Типовой вид: *Philotella deharvengi* Najt et Weiner, 1985
Габитус сходен с Micranurida. Окраска синяя, размеры мелкие — около 0,5 мм. Грануляция кутикулы сильная. Гомохетоз. 4-й чл. ус. с 6 удлинненными сенсиллами и 1 короткой. Апик. везикула 3-лопастная, субапик. органит хорошо развит. Вентр. защитная сенсилла АО длинная.

извитая. Нижняя губа очень короткая, хета L отс. Лабиальный органит имеется. Хетотаксия верхней губы: 2/2, 3, 5, 2. Мандибулы с 5 зубцами. Максиллы стилетовидные, с 3 ламеллами. ПАО округлый, из 10—12 лопастей. Коготки с внутр. зубцом. Непарные срединные хеты на II и III стернитах бр. отс.

Распространение: п-ов Корея.

- Не более 2+2 глазков 21
21. Сенсиллы 4-го чл. ус. короткие, пламенивидные (рис. 46, 7). ПАО только из I ряда лопастей, расположенных по кругу (рис. 46, 12)
Micranurida Börner, 1901 sensu Deharveng, 1982

Типовой вид: *Micranurida pygmaea* Börner, 1901

Мелкого размера (0,3—0,6 мм), с синим пигментом или белые (рис. 23, 3). Кутикула с крупной грануляцией. Гомохетоз. 4-й чл. ус. с 5 пламенивидными сенсиллами и I загнутой дорс. микросенсиллой, с крупной апик. везикулой, простой или слабодольчатой, и субапик. органитом (рис. 46, 7). Вентр. защитная сенсилла АО длинная, S-образная. От 0 до 2+2 глазков. Хета а0 на голове отс. Мандибула с 2—3 зубцами. Максилла длинная, по меньшей мере с 2 ламеллами (рис. 48, 10). Нижняя губа без хеты L. Коготки без зубцов. Хета mI на II и III сегм. гр. и IV сегм. бр. отс. II и III стерниты бр. с непарными срединными хетами (отс. у *M. spirillifera*) (рис. 50, 3). Рудимент прыг. вилки с 6 микрохетами. VI тергит бр. с 1 непарной хетой.

Распространение: Голарктика, Ю. Америка, в СССР — по всей территории.

- Сенсиллы 4-го чл. ус. цилиндрические. ПАО моруловидный (рис. 46, 14)
Granaturida Yosii, 1954 sensu Weiner et Najt, 1985

Типовой вид: *Granaturida tuberculata* Yosii, 1954

Тело уплощено, в спирте белое, длина — 1—1,3 мм. Гомохетоз. Кутикула с особыми розетковидными туберкулами (как на рис. 46, 6). 4-й чл. ус. с 3-лопастной апик. везикулой, субапик. органитом, 5 длинными и 1 короткой сенсиллой (рис. 46, 6). Рот. конус короткий, нижняя губа без хеты L и лабиального органита. Мандибула по меньшей мере с 2 зубцами. Максилла стилетовидная с 2 мелкими зубцами на вершине, без ламелл. Глаза отс. В ПАО 19—27 лопастей. Коготки с внутр. зубцом. Прыг. вилка рудиментарна (рис. 49, 19). Хеты на стернитах гр. отс. Непарные срединные хеты на II и III стернитах бр. отс.

Распространение: Япония, Корея; СССР (юг Сибири, центр. и вост. районы европейской части).

В таблицу не включен род *Schoettellodes* Becker, 1905.

Типовой вид: *Schoettellodes quadrituberculatus* Becker, 1905.

Описан из центр. районов европейской части СССР (Калужская обл.). Достоверные последующие находки этой формы отс. Описание рода фрагментарно, в частности, не указано строение максиллы. Род охарактеризован по следующим признакам: окраска темно-синяя, длина 0,8 мм, мандибула без молярной пластинки, с несколькими апик. зубцами, ПАО из 4 долек, 8+8 глазков, тибготарзусы со слабоголовчатыми волосками, эмподий отс.; прыг. вилка короткая, денс с 2 хетами, широкий, в 3 раза длиннее мукро, мукро с широкой ламеллой. Ан. шипы отс.

ПОДСЕМЕЙСТВО CAPUTANURINAE

Габитус очень специфичен (рис. 23, 7). Тело овальное, сильно уплощено. Мелкие — до 0,6 мм. Окраска оранжевая, либо синяя, серая. Тело с широким дорсальными туберкулами (рис. 51, 11). Характерна тенденция к криптофтальмии (термин Lee, 1983), т. е. смещению глаз, а также ПАО и усиков на вентральную сторону тела. Задняя часть головы и I сегмент груди слиты и сильно модифицированы, особенно хетотаксия, которую не удается гомологизировать ни с одной другой группой коллембол (рис. 51, 11). Хеты дорсальной поверхности тела короткие, очень редко расположенные (паурахетоз). Покровы с сильной и своеобразной вторичной грануляцией и ретикуляцией. Первичные гранулы специфичны: вогнуты в центральной части.

3-й и 4-й членики усика дорсально слиты, 4-й — с 6—8 удлиненными сенсиллами. Апикальная везикула 3-лопастная. ПАО из 12—15 лопастей, расположенных в I ряд по кругу. 2+2 глазка. Лабиальный органит имеется, хета L на папилле отсутствует. Хетотаксия верхней губы: 2/2, 3, 5, 2. Мандибула с несколькими зубчиками. Максилла с 2 ламеллами: одна стилетовидная, другая — с несколькими или многими зубчиками.

Коготки без зубцов. На месте прыгательной вилки 2—4 хеты на бугорках или без них. Непарные срединные хеты на II и III стернитах брюшка отсутствуют. VI сегмент брюшка полностью скрыт под V.

Подсемейство включает единственный род — *Caputanurina*.

Род *Caputanurina* Lee, 1983

Типовой вид: *Caputanurina serrata* Lee, 1983

Распространение: п-ов Корея; СССР (Ю. Приморье).

ПОДСЕМЕЙСТВО NEANURINAE

Тело широкое, б. м. округлое или уплощенное, окрашено в синий, желтый, красный цвет, либо белое. Внутренние пигменты (желтый и красный) при фиксации животных в спирте растворяются, тело становится белым.

Характерный признак *Neanurinae*, как и *Mogulinae*, — присутствие на дорсальной поверхности тела туберкул — участков третичной или усиленной вторичной грануляции. Почти все виды европейской фауны имеют ретикуляцию (см. : Морфология). Она слабо проявляется у ряда видов билобеллиной и лобеллиной линий¹, несмотря на иногда сильную туберкулизацию, и не выражена у некоторых *Paeganura* и *Paleonura*. Дифференциация третичных гранул и ретикуляции часто сопровождается возвышением покровов в виде бугорков и даже пальцевидных выростов, например, у некоторых *Bilobella* (рис. 24, 4) и многих тропических видов лобеллиной линии.

Хетом тела обычно хорошо дифференцирован на макро-, мезо- и микрохеты. Макрохеты очень разнообразны по форме, часто зазубрены, могут быть уплощенными, иметь крыловидные придатки и т. д.

Дорсальная хетотаксия 4-го членика усика в пределах подсемейства очень стабильна, представлена 8 сенсиллами (S1—S8), 4 триплетами (a, b, c, d) длинных слабо притупленных на конце хет и одной обычной i-хетой в характерном положении (рис. 52, 13). Сенсилла S7 у видов сенсиллануриной линии гипертрофирована. Апикальная везикула слита с вершиной 4-го членика усика, невтяжная. Субапикальный органит маленький, палочковидный, возможно втяжной. АО состоит из 2 внутренних сенсилл, 2 удлиненных защитных сенсилл и 1 вентро-экстернальной микросенсиллы (рис. 52, 14, 15). У видов лобеллиной линии дорсальная защитная сенсилла АО смещена на 4-й членик усика к сенсиллам S7 и S8 (рис. 52, 17).

Ротовой конус в целом заостренный. Нижняя губа без хет L и B (рис. 47, 9). Хетотаксия верхней губы редуцирована. Собственно лабральные хеты обычно расположены в 2 ряда: 4/2, 4 или 2/2, 4 — у всех европейских видов неануриной линии (кроме *Thaumanura*), у ряда видов билобеллиной линии (*Paleonura*); 0—4/2, 2 — у всех видов лобеллиной линии, *Vitronura giselsae*, *Thaumanura gufoi*; 4/4, 4 — у *Morulodes* (рис. 47, 14).

Строение мандибулы варьирует. У примитивных форм она состоит из 2 ламелл: основной с 5—10 зубцами и дополнительной зубчатой или бахромчатой (рис. 48, 16, 17). У более продвинутых форм дополнительная ламелла редуцируется или исчезает, основная — несет не более 3 зубцов (рис. 48, 19). В ряде случаев мандибулы гипертрофированы (рис. 11, 8; 48, 15).

Максилла примитивного типа имеет головку с 3-зубчатым коготком, 4 ламеллами, из которых 2 с многочисленными тонкими зубчиками (рис. 48, 16). У многих видов 1, 2 или 3 ламеллы отсутствуют, но оставшаяся сохраняет по меньшей мере слабую бахромчатость, что дает основание относить такие максиллы к примитивному типу (рис. 48, 17). Более продвинутый тип головки максиллы представлен тонким и длинным коготком с двумя маленькими зубчиками на вершине и лишь одной стилетовидной ламеллой с очень мелкими апикальными зубчиками, реже острой, заходящей за вершину коготка (рис. 48, 18). Ламелла и максиллярный коготок имеют тенденцию сливаться вплоть до образования единого стилета (рис. 48, 19). В исключительных случаях максилла, напротив, гипертрофирована (рис. 48, 15). Под ротовыми органами редуцированного типа подразумевают стилетовидную максиллу и редуцированную мандибулу.

ПАО полностью отсутствует у всех видов подсемейств (указание на его следы

¹ Характеристику линий *Neanurinae* см. ниже.

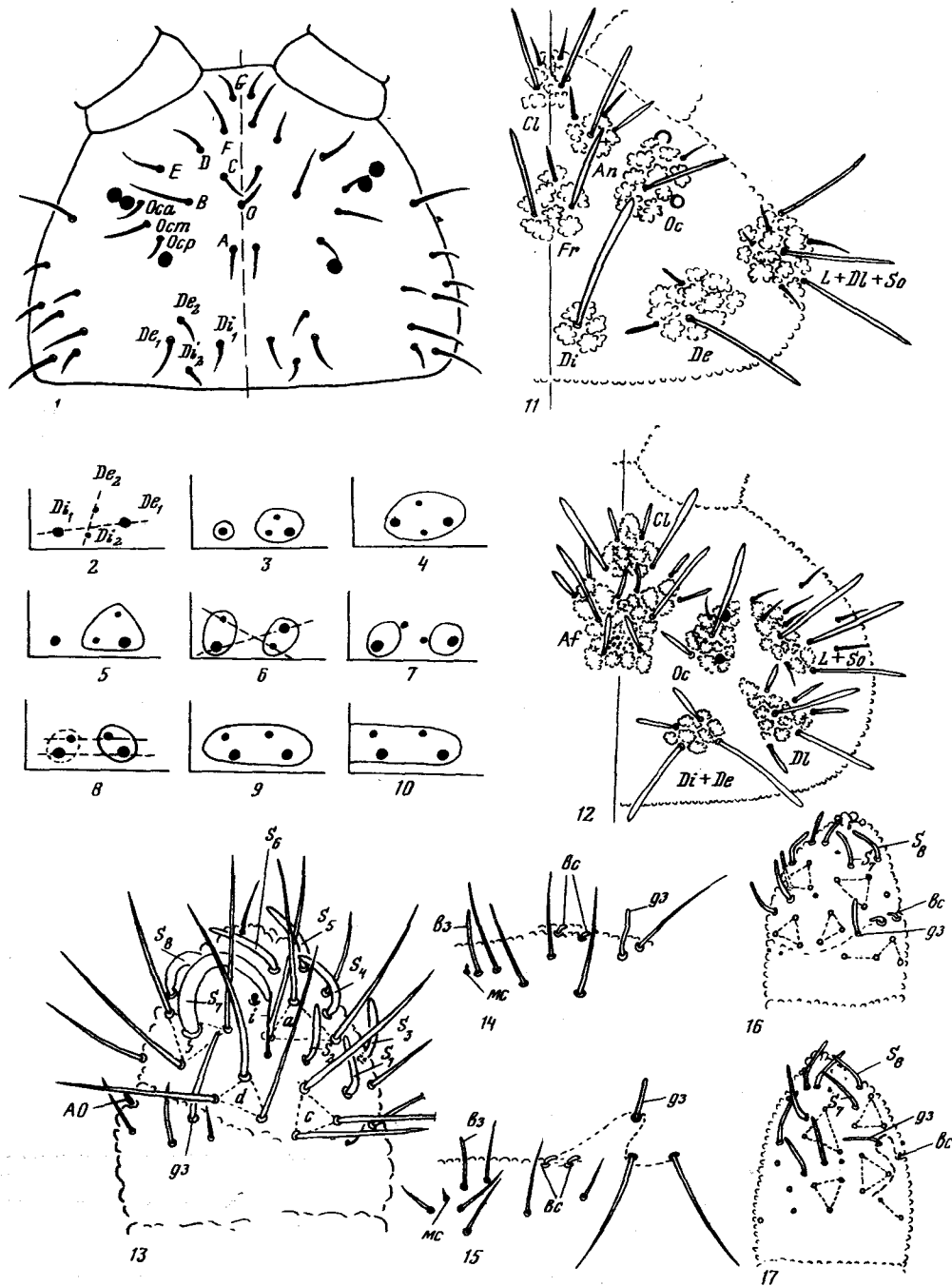


Рис. 52. Подсем. Neanurinae. Обозначение хет и туберкул головы. Хетотаксия усика (по Деарвану)

1 — хетотаксия дорс. поверхности головы (*Paranura sexpunctata*); 2—10 — хетотаксия задней части головы перекрестного (2—7) и параллельного (8—10) типов: 2 — *Paranura caeca*, 3 — *Vitronura giselae*, 4 — *Bilobella massoudi*, 5 — *Christobella ornata*, 6 — *Neanura muscorum*, 7 — *N. pallida*, 8 — *Endonura* (туберкула *Di* не всегда выражена), 9 — *Deutonura*, 10 — *Monobella*; 11, 12 — туберкулы головы: 11 — *Vitronura giselae*, 12 — *Deutonura phlegraea*; 13—17 — хетотаксия усика: 13 — гипертрофия сенсиллы *S*₇ (*Sensillanura austriaca*), 14, 15 — АО (14 — *Deutonura monticola*, 15 — *Lobella* sp.), 16, 17 — схема

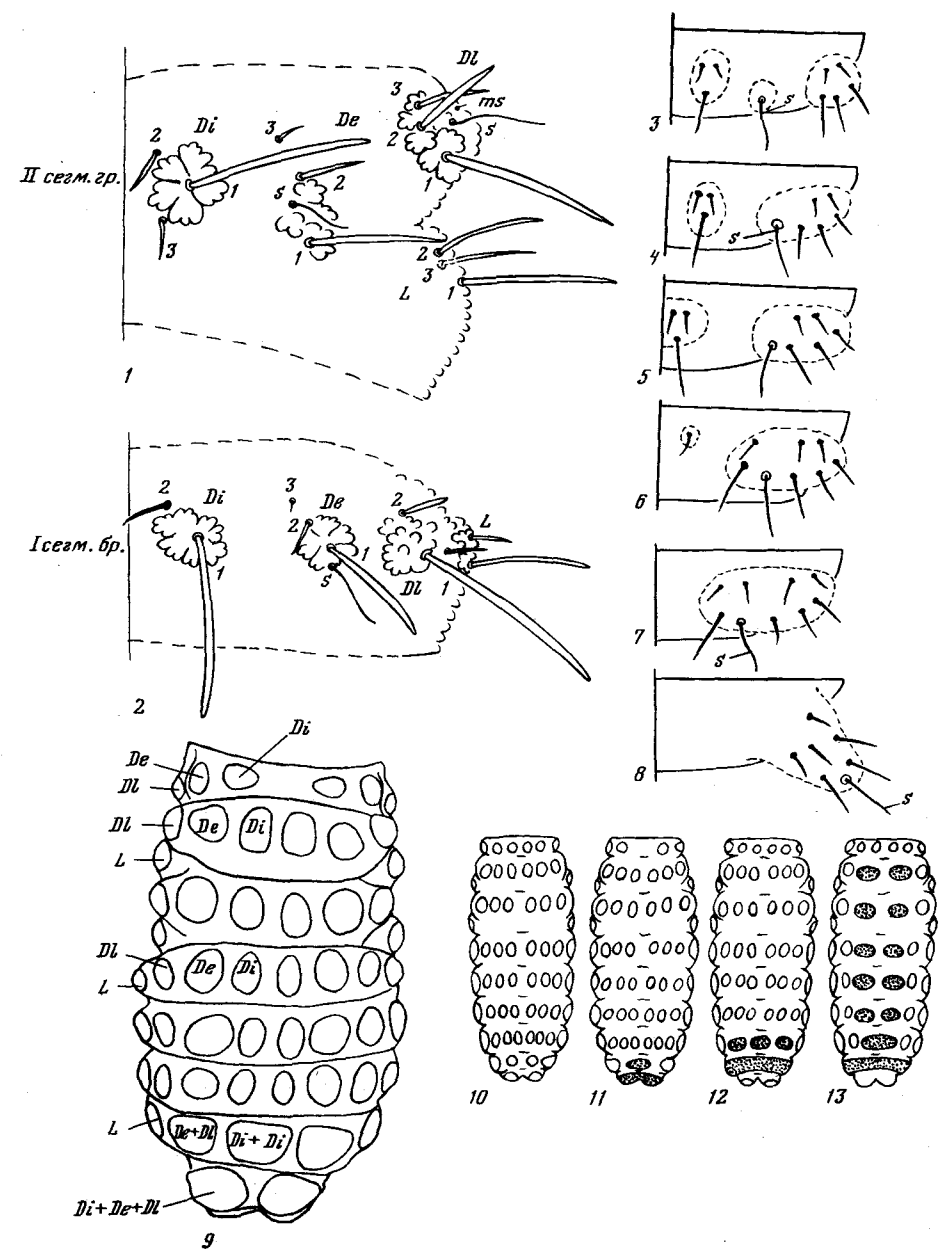


Рис. 53. Подсем. Neanurinae. Обозначение хет и туберкул груди и брюшка (по Деарвану, Кассаньо, Фьелльбергу)

1, 2 — хетотаксия груди и брюшка (*Neanura muscorum*); 3—8 — эволюция групп хет и туберкул на V сегм. бр.: 3 — *Lobella* и близкие рода, 4 — *Neanura*, 5 — *Protanura*, *Deutonura*, 6, 7 — *Adbiloba*, *Bilobella*, 8 — крайний вариант эволюции в билобеллиной линии; 9 — обозначение туберкул (*Morulodes serratus*); 10—13 — варианты туберкулизации тела: 10 — *Neanura muscorum*, 11 — *Metanura sanctisebastiani*, 12 — *Balkanura jugoslavica*, 13 — *Monobella grassei*. Заштрихованы слившиеся туберкулы

положения дорс. защитной сенсиллы АО на усике (16 — в линии неанурии, 17 — в линии лабеллин). *S*₁—*S*₈ — дорс. сенсиллы; а, б, с, d — триплеты притупленных хет; i — обычная хета; дз, вз — дорс. и вентр. защитные сенсиллы АО; вс — внутр. сенсиллы АО; мс — микросенсилла

Таблица 2. Характеристика филогенетических линий Neanurinae (по Cassagnau, 1936)

Признаки	Морулодинная	Неануриная	Лобеллиная
Количество глазков	4+4 или 5+5	2+2 или 3+3	3+3, иногда отс.
Пигментация глазков	Имеется	Имеется	Имеется, иногда отс.
Синий пигмент гиподермы	Имеется, редко отс.	Имеется, редко отс.	Отс.
Ротовые органы	Гипертрофированы, редко редуцированы	Обычно редуцированы	Примитивные или редуцированы
Обособленные Ап-туберкулы	Отс.	Отс.	Имеются или отс.
Гипертрофия сенсиллы S7	Отс.	Отс.	Отс.
Смещение защитной хеты АО на 4-й чл. ус.	Отс.	Отс.	Имеется, иногда отс.
Гетерогастрия	Отс.	Отс., редко имеется	Отс.
Миграция хет к бокам тергита на V сегм. бр.	Имеется	Отс.	Имеется или отс.
Распространение	С. Америка, Д. Восток	В основном палеарктическое, юж. граница проходит по 30° с. ш. (в С. Америке южнее). Кроме космополитного вида <i>Neanura muscorum</i>	Япония, Корея, Ю.-В. Азия, Индия, Австралия, Океания, единично в С. и Ц. Америке

в некоторых старых описаниях ошибочно). Количество глазков у Neanurinae не превышает 5+5. Наиболее часто встречаются 3+3 и 2+2, иногда глаза отсутствуют. Не обнаружено видов с 1+1 глазком. Размеры глазков в ряде случаев редуцированы. Глазки могут быть с черным пигментом или без пигмента.

На голове различают центральную, заднюю и две боковые части, каждая со своим набором хет. Хетотаксия центральной части головы Neanurinae редуцирована, включает не более 21 хеты (рис. 52, 1). Хеты обычно расположены на туберкулах. В центральной части головы находятся непарные клипеальные (Cl) и фронтальные (Fr) туберкулы и парные антеннальные (An) и окулярные (Oc) туберкулы. У европейских видов An и Fr туберкулы сливаются с образованием антеннофронтальной (Af) туберкулы. Область головы между Oc туберкулами называется интерокулярной (рис. 52, 11, 12).

В задней части головы размещаются 2 дорсо-интернальные (Di) и 2 дорсо-экстернальные (De) туберкулы (рис. 52, 11, 12). Различают два основных типа хетотаксии задней части головы: перекрестный (линия, соединяющая хеты Di1 и De1, пересекает линию, соединяющую хеты Di2 и De2) и параллельный (линии, проходящие через хеты Di1-De1 и Di2-De2, не пересекаются — рис. 52, 2—10). Хеты «1» отличаются от хет «2» большими размерами.

В боковой части головы находятся субокулярная (So), дорсолатеральная (Dl) и латеральная (L) туберкулы. В каждой части головы туберкулы могут между собой сливаться. При обозначении слившихся туберкул их соединяют знаком «+» и заключают в скобки, например (Di+De) или (Af+Cl). Туберкулы разных частей головы никогда между собой не сливаются.

На каждом тергите груди и брюшка различают 4 пары групп хет и туберкул: дорсо-интернальную (Di), дорсо-экстернальную (De), дорсолатеральную (Dl) и латеральную (L) (рис. 53, 1, 2, 9). Латеральная группа отсутствует на I сегменте груди. Последний сегмент брюшка несет не более 2 групп хет. Как и на голове, в пределах отдельного тергита, особенно часто на конце брюшка, может происходить слияние туберкул. Некоторые варианты такого слияния отражены на рис. 53, 10—13. Сенсиллы (S) тела гладкие, цилиндрические, притуплены на вершине. На II и III сегментах груди имеются по 2+2 сенсиллы (одна на уровне туберкулы Di, другая — De). На I—V сегментах брюшка по 1+1 сенсилле, расположенной в области De туберкул.

Коготки ног без эмподия, часто с внутренним зубцом. Хеты вентральной трубки

Сенсиллануриная	Бласконуриная	Билобеллиная	Филломеринная
2+2	2+2 или 3+3	2+2	2+2
Имеется	Имеется или отс.	Отс.	Отс.
Отс.	Отс.	Отс.	Отс.
Сильно редуцированы	Редуцированы	Редуцированы, редко гипертрофирована мандибула	Редуцированы
Отс.	Отс., иногда имеются	Отс.	Отс.
Имеется	Отс.	Отс.	Отс.
Отс.	Отс.	Отс.	Отс.
Отс.	Отс.	Отс.	Имеется
Отс.	Отс.	Имеется, иногда отс.	Отс.
С. и Ц. Америка, 1 вид в Европе	Юг Азии, Австралия, Ю. и В. Африка. <i>Vitropura giselae</i> — космополит	Ю. и З. Европа, Африка, Ю.-В. Азия, Австралия	Гималаи, Индокитай, В. Африка, о-ва Океании

расположены оригинальным образом: 3+3 (иногда больше) дистально и 1+1 базально. Прыгательная вилка и зацепка отсутствуют. На месте последней имеется несколько мезохет. Непарная хета на VI сегменте брюшка отсутствует, иногда имеется вентральная микрохета а0.

У некоторых форм Neanurinae отмечена гетерогастрия (термин Cassagnau, 1983a), т. е. слияние между собой нескольких сегментов брюшка (виды филломеринной линии) или удлинение одного, обычно V сегмента брюшка (*Thaumatopora*, *Caucasanura*).

Для VI сегмента брюшка характерно раздвоение, или билобация, которая выражена у Neanurinae в разной степени. Иногда VI сегмент скрыт под V и не виден с дорсальной стороны. Криптопигия развивается независимо в разных линиях Neanurinae и может быть полной или частичной. При криптопигии конец тела иногда выглядит 4-лопастным, как у *Cryptonura* и *Tetraloba*; 3-лопастным, как у *Lathriopyga*; 2-лопастным, как у европейских *Bilobella*, либо цельным, как у *Monobella*.

Эволюционные тенденции в морфологии подсемейства рассмотрены в специальных работах (Cassagnau, 1980; Dehaugveng, 1983). Одна из основных тенденций — слияние туберкул головы и тела, приводящее к отклонениям от исходного их набора: для головы — Cl, Af, 2Oc, 2De, 2Dl, 2So (Di не развита); для тела — 4+4 (Di, De, Dl и L) на всех сегментах, кроме I грудного и VI брюшного. Отдельные этапы слияния туберкул на V сегменте брюшка показаны на рис. 53, 3—8.

П. Кассаньо (Cassagnau, 1983a, b) предложил филогенетическую схему подсемейства Neanurinae, в пределах которого выделил 7 параллельных линий развития, включающих следующие рода (из встречающихся в Голарктике):

- 1) морулодинная (*Morulodes*);
- 2) неануриная (*Albanura*, *Balkanura*, *Catalanura*, *Cansilianura*, *Caucasanura*, *Christobella*, *Cryptonura*, *Deutonura*, *Endonura*, *Ghirkanura*, *Lathriopyga*, *Metanura*, *Monobella*, *Nahuanura*, *Neanura*, *Neanurella*, *Paranura*, *Protanura*, *Pumilina*);
- 3) лобеллиная (*Coecoloba*, *Coreanura*, *Crossodonthina*, *Lobellina*, *Propeanura*, *Riozura*, *Yuukiañura*);
- 4) сенсиллануриная (*Americanura*, *Palmanura*, *Sensillanura*);
- 5) бласконуриная (*Paleonura*, *Vitronura*);
- 6) билобеллиная (*Adbiloba*, *Bilobella*);
- 7) филломеринная линия в Голарктике не отмечена.

Каждая линия, кроме сходных морфологических признаков, характеризуется определенным географическим распространением (табл. 2).

В СССР широко распространены только виды неануриной линии, в южных районах встречаются билобеллины, на Д. Востоке — бласконурины. На о-ве Сахалин впервые для Палеарктики отмечен представитель морулоидной линии. В юго-восточных районах страны вероятно нахождение лобеллин. Не исключена возможность обнаружения и других линий. Филогенетические отношения в пределах отдельных линий Neanurinae рассмотрены в работе П. Кассаньо (Cassagnau, 1983b).

Значительные сведения о подсемействе представлены в монографиях Стаха (Stach, 1951), Йосии (Yosii, 1956), Массу (Massoud, 1967). Современная таксономическая разработка Neanurinae проведена французскими исследователями П. Кассаньо и Л. Дегарваном (Cassagnau, Deharveng). Вопреки прежним работам, они допускают объединение в пределах одного рода видов как с примитивным, так и с продвинутым, редуцированным ротовым аппаратом (Lathriopyga, Lobella, Lobellina, Propeanura и др.).

В настоящее время наиболее важными признаками родов Neanurinae считаются перечисленные в табл. 2 (кроме строения ротовых частей), а также следующие: слияние или разделение дорсоинтернальных и дорсоэкстернальных туберкул на голове и брюшке, билобация VI сегмента брюшка (Cassagnau, 1983a). Введение этих признаков привело к весьма узкому пониманию родов у Neanurinae, что принимается не всеми специалистами.

В определительную таблицу включено 34 рода, встречающихся в Голарктике, кроме Palmanura, Americanura и Nahuanura, распространенных главным образом в Ц. Америке. При составлении части таблицы, касающейся в основном неануриной линии, нами был принят за основу ключ для определения 18 родов Neanurinae Европы и Средиземноморья Дегарвана (Deharveng, 1982).

Определительная таблица родов и подродов

1. С 5+5 или 4+4 глазками. **Morulodes** Cassagnau, 1955

Син.: Kodiakia Bödvarsson, 1960

Типовой вид: *Morulodes millsi* Cassagnau, 1955

Внешне сходен с *Morulina*. Пигментация синяя, редко вторично исчезает. Хеты сильно зазубрены. Рот. конус вытянут слабо. Рот. части гипертрофированы, реже редуцированы. В первом случае мандибула с многочисленными зубцами, максилла с вытянутыми бахромчатыми ламеллами (рис. 48, 15). Туберкулы головы Ап и Фг слиты. V сегм. бр. с 1+1 туберкулой в результате слияния Di, De и D1 с каждой стороны тергита (рис. 53, 9). Явная криптопигия.

Распространение: С. Америка; СССР (Д. Восток).

- Не более 3+3 глазков 2

2. Интерокулярные туберкулы имеются. Туберкулы головы Ап не обособлены от других (рис. 52, 12) 3

- Интерокулярные туберкулы отс. (иногда слабо развита Фг), если туберкулы С1 и Фг выражены, то имеются еще 2 Ап туберкулы, обособленные от других (рис. 52, 11) 27

3. Одна из сенсилл на 4-м чл. ус. гипертрофирована (рис. 52, 13)

Sensillanura Deharveng, 1981

Типовой вид: *Neanura barberi* Handschin, 1928

Синий пигмент на теле отс. 2+2 глазка обычно пигментированы, редко лишены пигмента или отс. Сенсилла S7 на 4-м чл. ус. вдвое крупнее остальных. Рот. части редуцированного типа. Хетотаксия задней части головы перекрестного типа, хета Di2 включена в De туберкулу (рис. 54, 3). Боковая часть головы с 2 туберкулами: D1 и (L+So). На IV сегм. бр. туберкулы De и D1 сближены или сливаются.

Распространение: Европа (Альпы), С. Америка.

- Сенсиллы на 4-м чл. ус. близки по размерам (рис. 46, 4) 4

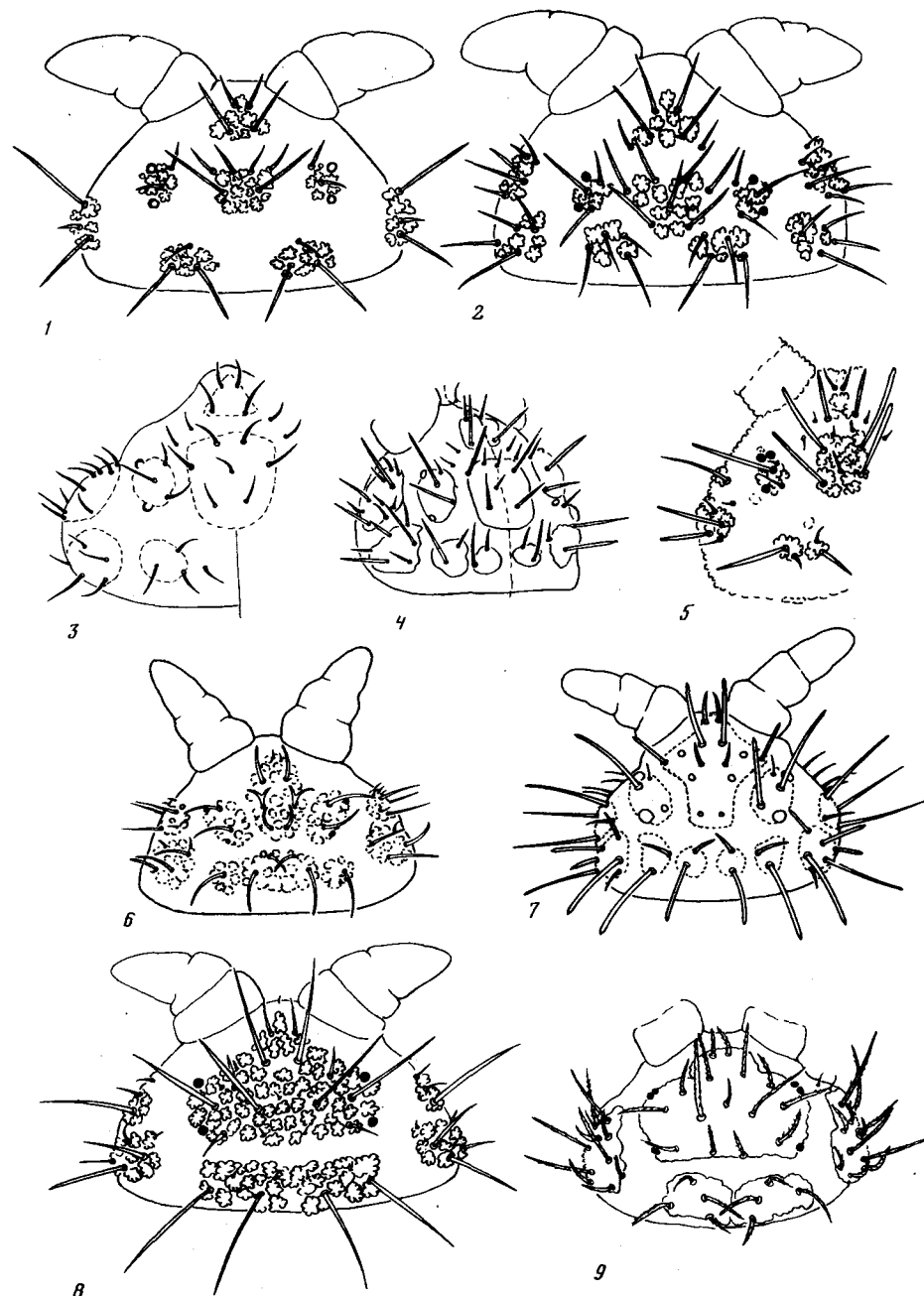


Рис. 54. Подсем. Neanurinae. Дорсальная поверхность головы (неануриная, сенсиллануриная и билобеллиная линии) (по Гама, Дегарвану, Фьелльбергу и ориг.)

1 — *Bilobella aurantiaca*; 2 — *Pumilina travei*; 3 — *Sensillanura austriaca*; 4 — *Endonura tundricola*; 5 — *Neanura muscorum*; 6 — *Ghircanura chernovae*; 7 — *Caucasanura stebayevae*; 8 — *Lathriopyga pyrenica*; 9 — *Christobella ornata*

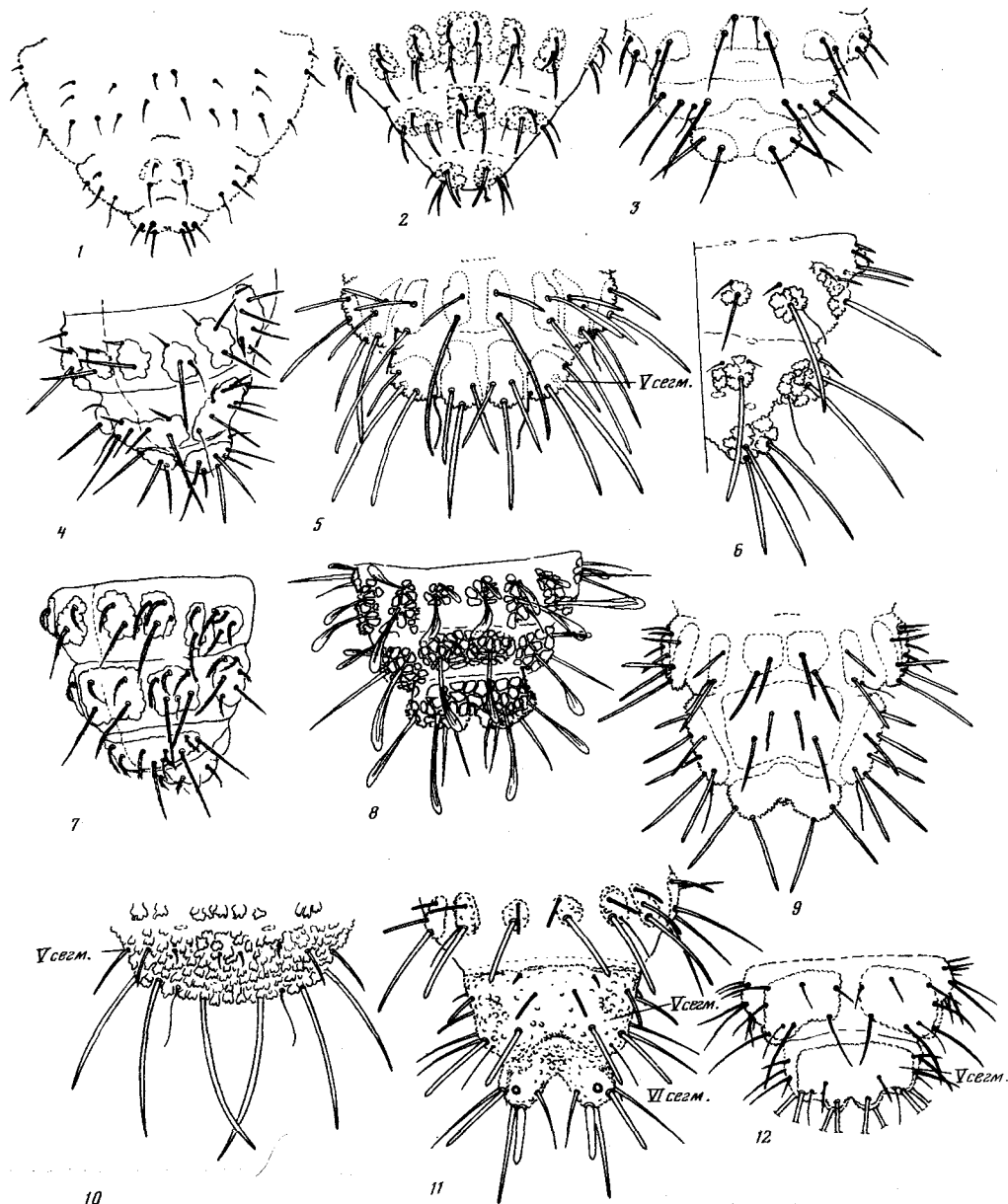


Рис. 55. Подсем. Neanurinae. Дорсальная поверхность последних сегментов брюшка (неануринная линия) (по Даллан и Фанчиулли, Деарвану, Йосии, Фьелльбергу и ориг.)
 1 — *Paranura sexpunctata*; 2 — *Ghirkanura chernovae*; 3 — *Pumilinura travei*; 4 — *Endonura tundricola*; 5 — *Cryptonura kühnelti*; 6 — *Neanura muscorum*; 7 — *Christobella ornata*; 8 — *Metanura okinavensis*; 9 — *Thaumanura carolii*; 10 — *Monobella distincta*; 11 — *Caucasanura stebayevae*; 12 — *Cansilianura malatestai*

4. На голове туберкулы Ос независимы, Аf и Cl слиты или разделены (рис. 54, 1—7) . . . 5
- На голове туберкулы Ос, Аf и Cl слиты (рис. 54, 8, 9), Cl иногда отделена . . . 20
5. Туберкулы Di на IV чл. бр. независимы (рис. 55, 4—9, 11, 12) . . . 6
- Туберкулы Di на IV чл. бр. слиты (рис. 55, 2, 3) . . . 18
6. V сегм. бр. с 3—4 туберкулами (рис. 55, 4—6, 9) . . . 7
- V сегм. бр. с 2 туберкулами (рис. 56, 7) . . . 15
- = Все туберкулы V сегм. бр. слиты между собой (рис. 55, 10—12) . . . 17
7. V сегм. бр. значительно длиннее IV (рис. 55, 9) . . . **Thaumanura** Börner, 1932

Типовой вид: *Achorutes carolii* Stach, 1920

Тело синее. Кутикула с сильной ретикуляцией. 3+3 глазка. Рот. части редуцированного типа. Туберкулы головы Cl и Аf слиты. На IV и V сегм. бр. туберкулы Di отделены или слиты у крупных особей. Коготки без зубцов.

Распространение: Ц. и В. Европа, Средиземноморье; в СССР — Карпаты, Прикарпатье, Прибалтика.

— V сегм. бр. не длиннее IV . . . 8

8. Головка максиллы с зубцом и явными ламеллами. Мандибулы с 5—7 зубцами (рис. 48, 16). Туберкулы Di на V сегм. бр. слиты . . . 17

Protanura Börner, 1906 sensu Cassagnau, 1979

Типовой вид: *Neanura quadrioculata* Börner, 1901

Синий пигмент на теле имеется, редко отс. 2+2 или 3+3 пигментированных глазка. Туберкулы головы Cl и Аf слиты. Туберкулы Di на V сегм. бр. слиты между собой, на IV — разделены. Без криптопигии.

Распространение: Средиземноморье.

— Головка максиллы стилетовидная . . . 9

9. С 3+3 пигментированными глазками. Хетотаксия задней части головы перекрестного типа (рис. 54, 5) . . . **Neanura** MacGillivray, 1893 sensu Deharveng, 1982

Син.: Blax Koch, 1840; Anoura Gervais, 1842 nec Gray, 1838; Rathumoutes Templeton, 1844; Anura Agassiz, 1846; nec Hodgson, 1841; Biclavella Willem, 1902; Biloba Stach, 1949.

Типовой вид: *Achorutes muscorum* Templeton, 1835

Тело синее, иногда белое. Рот. части редуцированного типа (рис. 48, 19). На голове 12 туберкул (рис. 54, 5), Di и L иногда разделены, туберкула So не слита с L, что отличает данный род от всех остальных в неануринной линии. В задней части головы хета De2 иногда отс. Туберкулы Di разделены на IV сегм. бр., разделены или слиты на V. Туберкулы (De+Di+L) отделены от туберкул Di на V сегм. бр. (рис. 55, 6). Без криптопигии.

Распространение: Европа, один из видов рода — *N. muscorum* — космополит; в СССР — по всей территории.

— С 2+2 глазками. Хетотаксия задней части головы параллельного типа (рис. 52, 8—10) . . . 10

10. Туберкулы Di на V сегм. бр. разделены (рис. 55, 5). Туберкулы задней части головы Di и De независимы . . . 11

— Туберкулы Di на V сегм. бр. слиты между собой (рис. 55, 4) . . . 12

11. VI сегм. бр. полностью скрыт под V (рис. 55, 5) . . . **Cryptonura** Cassagnau, 1979

Типовой вид: *Lathriopyga franzi* Stach, 1951

Тело белое или желтоватое. Рот. части редуцированного типа.

Распространение: Ср. и Ю. Европа.

— Без криптопигии . . . **«Neanura» eburnea** Gisin, 1963

Тело белое. Туберкулы Di и De на I сегм. бр. слиты. Коготки без зубцов.

Распространение: Югославия.

12. Туберкулы задней части головы Di и De слиты (рис. 52, 12) . . . 13

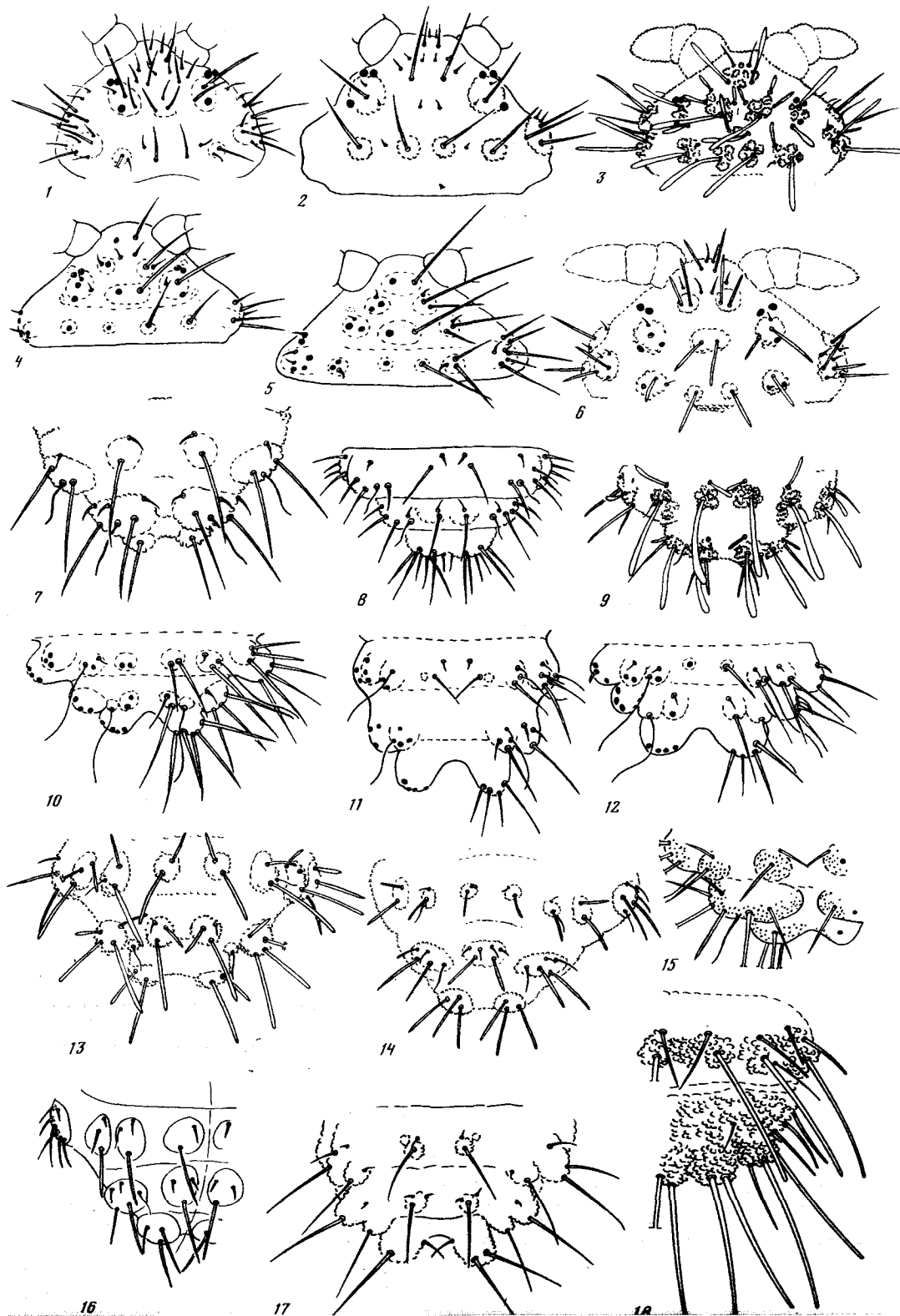
— Туберкулы задней части головы Di и De разделены (рис. 54, 4) . . . 14

13. Туберкулы на VI сегм. бр. разделены . . . **Deutonura** Cassagnau, 1979 (часть видов)

¹ Родовой статус вида по новым критериям не установлен.

- Типовой вид:** *Achorutes phlegraeus* Caroli, 1912
Туберкулы головы Cl и Fg иногда слиты. Тенденция к криптопигии варьирует по видам.
Распространение: Европа, В. Азия, С. Америка; в СССР — вероятно, по всей территории.
- Туберкулы на VI сегм. бр. слиты (рис. 55, 8) **Metanura** Yosii, 1954
(часть видов, диагноз рода см. ниже)
14. Хета D на голове расположена позади хеты F (рис. 52, 1). 1-й чл. ус. с 7 хетами **Endonura** Cassagnau, 1979
- Типовой вид:** *Achorutes tetrophthalmus* Stach, 1929
На голове туберкула Cl отделена от Af. Без криптопигии.
Распространение: Европа, С. Америка; в СССР — юж. и зап. районы европейской части.
- Хета D на голове расположена впереди хеты F. 1-й чл. ус. с 9—10 хетами **Neanurella** Cassagnau, 1971
- Типовой вид:** *Neanurella microphthalma* Cassagnau, 1968
Окраска тела сильно редуцирована. 2+2 глазка уменьшенного размера или глаза отс.
Распространение: Ю. Европа (Балканы), Карпаты.
15. Туберкулы задней части головы Di и De разделены «**Biloba**» *incolorata* Stach, 1951
- С 2+2 глазками. Тело и глаза без пигмента. Голова с 12 туберкулами. Мандибула с 3 апик. зубцами. Максилла стилетовидная. Коготки без зубцов. Без криптопигии.
Распространение: Карпаты.
- Туберкулы заднего края головы Di и De слиты 16
16. VI сегм. бр. б. м. скрыт под V (рис. 56, 7). I сегм. гр. всегда без Di хет и туберкул **Bilobella** Caroli, 1912
- Типовой вид:** *Achorutes (Bilobella) aurantiaca* Caroli, 1912
Тело без синего пигмента, у живых особей желтое или красное. 2+2 непигментированных глазка. Рот. части редуцированного типа. На голове туберкулы Cl и Af разделены, Af редуцирована (отс. хеты A и часто 0). Туберкулы боковой части головы слиты (Di+L+So) (рис. 54, 1). Туберкулы Di на IV—V сегм. бр. разделены, на V — туберкулы Di и De слиты с каждой стороны тергита. Туберкулы V сегм. бр. хорошо развиты, иногда вытянутые и пальцевидные (рис. 24, 4).
Распространение: В. Европа, Средиземноморье; СССР (Кавказ, Закарпатье).
- Без криптопигии. I сегм. гр. с Di хетами у европейских видов **Adbiloba** Stach, 1951 sensu Cassagnau, 1979
- Типовой вид:** *Achorutes sokolowi* Philipschenko, 1926
Синий пигмент на теле отс., имеется внутр. желтый или красный, иногда без пигмента. Рот. органы редуцированного типа. 2+2 глазка без пигмента. I—IV сегм. бр. с 4+4 туберкулами или группами хет (на IV сегм. бр. иногда 3+3 туберкулы при слиянии De и Di). V сегм. бр. с 2 туберкулами в результате слияния Di, De, Di, L с каждой стороны тергита.
Распространение: тропическая Азия и Африка, Европа (Румыния).
17. Туберкулы Di и De на II сегм. гр.— IV сегм. бр. разделены. V сегм. бр. длиннее IV. Без криптопигии (рис. 55, 11) **Caucasanura** Kuznetzova et Potapov, 1988
- Типовой вид:** *Caucasanura stebayevae* Kuznetzova et Potapov, 1988
Габитус — см. рис. 24, 7. Тело синее. 2+2 пигментированных глазка. На голове 11 туберкул, Cl и Af слиты (рис. 54, 7). Хетотаксия задней части головы параллельного типа. На II сегм. гр.— IV сегм. бр. по 4+4 туберкулы. Все туберкулы V и VI сегм. бр. слились (рис. 55, 11). Конец тела уплощен, VI сегм. бр. с глубокой выемкой, у типового вида несет мечевидные хеты.
Распространение: СССР (Кавказ).
- Туберкулы Di и De слиты на всех сегм. тела (кроме I сегм. гр.). V сегм. бр. равен по длине IV. Полная криптопигия **Cansilianura** Dallai et Fanciulli, 1983
- Типовой вид:** *Cansilianura malatestai* Dallai et Fanciulli, 1983
Тело светло-синее. 2+2 пигментированных глазка. 4-й чл. ус. с 7 сенсиллами. Мандибула с 3 мелкими апик. зубцами, максилла заостренная, конец загнут. На голове 10 туберкул: Cl, Af, 2Oc, 2(Di+De), 2(So+L), 2Di. Хетотаксия задней части головы параллельного типа. Коготки без зубцов. Последние сегм. бр. сильно уплощены (рис. 55, 12).
Распространение: Ю. Европа (Италия).

18. V сегм. бр. с 3 туберкулами 19
— V сегм. бр. с 1 или 2 туберкулами (рис. 55, 3) **Pumilinura** Cassagnau, 1979
- Типовой вид:** *Pumilinura travei* Cassagnau et Peja, 1979
Синий пигмент на теле имеется, но м. б. локально редуцирован. 2+2 пигментированных глазка. Рот. части варьируют, головка максиллы иногда с зубцом и ламеллами. На голове 10 туберкул (рис. 54, 2). Туберкулы Di на IV сегм. бр. слиты. V сегм. бр. с 2 туберкулами (Di+De+Di), которые слиты между собой или разделены (рис. 55, 3). Иногда частичная криптопигия.
Распространение: Ср. и Ю. Европа, Ц. Америка.
19. VI сегм. бр. без выемки (рис. 55, 2). Туберкулы Di на II сегм. гр.— III сегм. бр. сильно сближены между собой и туберкулами De (рис. 24, 2) **Ghirkanura** Kuznetzova et Potapov, 1988
- Типовой вид:** *Ghirkanura chernovae* Kuznetzova et Potapov, 1988
Тело овальное, суженное к концам (рис. 24, 2). Синий пигмент на теле отс. 2+2 пигментированных глазка. Границы между тергитами не выражены. Третиная грануляция хорошо развита. На голове и теле у типового вида имеются особые раздвоенные хеты. Голова с 10 туберкулами: (CL+Af), 2Oc, (Di+Di), 2De, 2Di, 2(L+So) (рис. 54, 6). II сегм. гр.— III сегм. бр. с 4+4 туберкулами. I сегм. гр.— V сегм. бр. с сильно сближенными либо слитыми туберкулами Di (рис. 55, 2). Без криптопигии.
Распространение: СССР (Закавказье).
- VI сегм. бр. с выемкой. Туберкулы Di и De на II сегм. гр.— III сегм. бр. не сближены **Albanura** Deharveng, 1982
- Типовой вид:** *Neanura (Deutonura) pana* Cassagnau et Peja, 1979
Форма тела типичных *Neanurinae*. Белого цвета. Раздвоенные хеты отс. 2+2 черных глазка. Рот. части редуцированного типа. На голове 10 туберкул: Cl, Af, 2Oc, 2(Di+De), 2Di, 2(L+So). Хетотаксия задней части головы параллельного типа. Хеты De 3 включены в туберкулы De на I—III сегм. бр. Хетотаксия тергитов редуцирована: туберкула L на IV сегм. бр. несет 5 хет; (De+Di+L) на V сегм. бр.— 6 хет; (Di+Di) на V сегм. бр.— 2+2 хеты. Туберкулы Di на IV и V сегм. бр. слиты. Туберкулы (De+Di+L) отделены от туберкулы Di на V сегм. бр. Коготки без зубцов. Без криптопигии.
Распространение: Албания.
20. Все туберкулы на V сегм. бр. слиты (иногда слабо разделены по средней линии) 21
— V сегм. бр. с 3 туберкулами 24
21. V сегм. бр. несет 4 направленные назад лопасти (рис. 56, 18). VI сегм. бр. скрыт под V **Tetraloba** Lee, 1983
- Типовой вид:** *Tetraloba seolagensis* Lee, 1983
Тело белое, с участками серого пигмента. 2+2 непигментированных глазка. 4-й чл. ус. с 7 сенсиллами. Рот. конус короткий. Мандибула с 3 зубцами. На голове 7 туберкул: (Fg+Cl+2Ap+2Oc), 2(Di+De), 2So, 2(Di+L). Туберкулы тела хорошо развиты. Туберкулы Di на IV сегм. бр. слиты. Макрохеты гладкие. Рудимент прыг. вилки в виде небольшого бугорка с 5 хетами.
Распространение: п-ов Корея.
- V сегм. бр. без подобных лопастей. Криптопигия имеется или отс. 22
22. Туберкулы Di на IV чл. бр. слиты между собой и с туберкулами De (иногда и с Di) **Monobella** Cassagnau, 1979
- Типовой вид:** *Achorutes grassei* Denis, 1923
Тело белое или желтое. 2+2 пигментированных глазка. Рот. части редуцированного типа. На голове туберкулы Cl, Af и Oc слиты. Явная криптопигия (рис. 55, 10).
Распространение: З. Европа.
- Туберкулы Di на IV чл. бр. слиты между собой, но отделены от туберкул De 23
23. Туберкулы головы Di обособлены от (So+L) **Balkanura** Cassagnau, 1979
- Типовой вид:** *Neanura (Neanura) jugoslavica* Palissa et Zivadinović, 1974
Синий пигмент на теле редуцирован до нескольких пятен или отс. 2+2 пигментированных глазка. Рот. части редуцированного типа. Туберкулы задней части головы Di и De слиты. Туберкулы Af, Cl и Oc слиты. IV сегм. бр. с 5 туберкулами: (Di+Di), 2(De+Di) или 4+4 туберкулами.



Все tubercles V сегм. бр. слиты (рис. 53, 12). Коготки без зубцов. VI сегм. бр. б. м. скрыт под V. Распространение: Югославия, Греция.

— Все tubercles боковой части головы слиты: (DI + So + L) (рис. 54, 9) **Christobella** Fjellberg, 1985

Типовой вид: *Neanura ornata* Folsom, 1902

Синий пигмент на теле отс. 2+2 или 3+3 пигментированных глазка. Максилла с 2—3 апик. зубцами и 2 ламеллами. Tubercles задней части головы (DI + De) слиты между собой или слабо разделены по средней линии (рис. 54, 9). На IV сегм. бр. tubercles De и DI слиты (рис. 55, 7). Распространение: С. Америка (Аляска); СССР (В. Сибирь).

24. Tubercles DI на IV сегм. бр. слиты. VI сегм. бр. скрыт под V. Коготок обычно с внутр. зубцом **Lathriopyga** Caroli, 1910

Типовой вид: *Achorutes (Lathriopyga) longisetus* Caroli, 1912

Синий пигмент на теле имеется, иногда отс. 2+2 пигментированных глазка, редко глаза отс. Рот. органы в целом редуцированы, иногда головка максиллы с зубцом и ламеллами (рис. 48, 17, 18). На голове tubercles CI, Af и Oc слиты (рис. 54, 8). На IV и V сегм. бр. tubercles DI отделены от De.

Распространение: Ю. и З. Европа, Средиземноморье, С. Америка; СССР (Кавказ).

— Tubercles DI на IV сегм. бр. разделены. Без криптопиггии. Коготки без зубцов 25

25. Синий пигмент на теле имеется. На голове tubercles CI и Af слиты 26

— Белого цвета. Tubercula головы CI отделена от других **Deutonura** (часть видов, диагноз рода см. выше).

26. Tubercles DI на I сегм. гр. слиты с De. Обе tubercles VI сегм. бр. слиты между собой (рис. 55, 8) **Metanura** Yosii, 1954 sensu Deharveng et Weiner, 1984 (часть видов)

Типовой вид: *Metanura sanctisebastiani* Yosii, 1954

Тело синее. 2+2 глазка. Tubercles сильно развиты на голове и конце тела, слабее — на др. тергитах. Дорс. хеты крыловидные или булавовидные (рис. 55, 8). Хета A головы не редуцирована. Хетотаксия задней части головы параллельного типа, tubercles DI и De слиты. Tubercles головы Oc и (CI + Af) слиты или разделены. Tubercula (DI + DI) на V сегм. бр. с 2+2 хетами. VI сегм. бр. сильно выдается и глубоко раздвоен.

Распространение: Япония, п-ов Корея.

— Tubercles DI на I сегм. гр. отделены от De. Tubercles VI сегм. бр. разделены **Catalanura** Deharveng, 1982

Типовой вид: *Neanura (Deutonura) catalana* Deharveng, 1979

Тело синее. 2+2 глазка. Дорс. хеты заостренные. Рот. части редуцированного типа. На голове 7 tubercles: (CI + Af + 20c), 2 (DI + De), 2 DI, 2 (So + L). Хетотаксия задней части головы параллельного типа. Хеты De3 включены в tubercles De на I—III сегм. бр. Tubercula (DI + DI) на V сегм. бр. с 3+3 хетами. Коготки без зубцов. Без криптопиггии.

Распространение: Испания.

27. Tubercles на голове и туловище отс. (кроме V сегм. бр., на котором иногда обособлены tubercles DI). VI сегм. бр. закруглен, без выемки, виден с дорс. стороны (рис. 55, 1) **Paranura** Axelson, 1902

Син.: *Boerneria* Axelson, 1902 nec Willem et June, 1902

Типовой вид: *Paranura sexpunctata* Axelson, 1902

Рис. 56. Подсем. Neanurinae. Дорсальная поверхность головы и брюшка (билобеллиная, бласконуринная и лобеллиная линии) (по Деарвану, Деарвану и Вайнер, Йосии, Кассаньо, Ли)
1—6 — голова: 1 — *Propeanura leei*, 2 — *Lobella wayang*, 3 — *Coreanura filiae*, 4 — *Crossodonthina nipponica*, 5 — *Coecoloba lobella*, 6 — *Lobellina proxima*; 7—18 — IV—VI сегм. бр.: 7 — *Bilobella aurantiaca*, 8 — *Paleonura spectabilis*, 9 — *Coreanura filiae*, 10 — *Coecoloba lobella*, 11 — *Yuukianura aphoruroides*, 12 — *Crossodonthina nipponica*, 13 — *Lobellina proxima*, 14 — *Propeanura leei*, 15 — *Riozura yoshihai*, 16 — *Vitronura giselae*, 17 — *Lobella wayang*, 18 — *Tetraloba seolagensis*

Синий пигмент на теле имеется или отс. Иногда выражена ретикуляция. 3+3 пигментированных глазка. Хетотаксия головы — см. рис. 52, 1. Рот. части редуцированного типа. Гомохетоз. Распространение: Япония, п-ов Корея, С. Европа, С. Америка; СССР (Д. Восток, Карелия).

- Туберкулы на теле б. м. хорошо дифференцированы. VI сегм. бр. раздвоен, обычно с выемкой 28
28. Мандибула гипертрофирована, имеет сильно бахромчатые ламеллы (рис. 11, 8) **Crossodontina** Yosii, 1954

Типовой вид: *Crossodontina nipponica* Yosii, 1954

3+3 глазка. Максилла со стилетовидными свободными ламеллами. Голова как на рис. 56, 4. IV—VI сегм. бр.— см. рис. 56, 12. Коготки с отчетливым внутр. зубцом. Без криптопигии. Распространение: Япония, п-ов Корея.

- Мандибула не гипертрофирована 29
29. Туберкулы Di на I сегм. гр.— IV сегм. бр. отс. (рис. 56, 11) 30
- Туберкулы Di на I сегм. гр.— IV сегм. бр. имеются 32
30. Хеты Di на V сегм. бр. смещены к боковым частям тергита (рис. 56, 11) **Yuukianura** Yosii, 1955

Типовой вид: *Protanura aphoroides* Yosii, 1953

Тело вытянутое, цилиндрическое. Синий пигмент на теле отс. 3+3 глазка или глаза отс. Туберкулы головы, кроме Ос, отс. Рот. органы примитивного, либо редуцированного типа. Распространение: Япония, Ю.-В. Азия, о-ва Тонга.

- Хеты Di на V сегм. бр. не смещены к боковым частям тергита (рис. 56, 8, 10) 31
31. Глаза отс. **Coecoloba** Yosii, 1956 sensu Deharveng, 1983 (часть видов)

Типовой вид: *Protanura lobella* Yosii, 1954

Без синего пигмента. Туберкулы на голове и теле имеются, по крайней мере латерально, представлены бугорками покровов (рис. 56, 10). Третичная грануляция и ретикуляция отс. Рот. конус короткий. Хетотаксия верхней губы — см. рис. 10, 5. Мандибула с 6—8 зубцами. Максилла сложная, с зубчатым коготком и 1—2 выступающими бахромчатыми ламеллами. VI сегм. бр. с четкой выемкой. Без криптопигии. Пещерные виды. Распространение: Япония, о-в Новая Гвинея.

- С 2+2 глазками **Paleonura** Cassagnau, 1982

Типовой вид: *Paleonura spectabilis* Cassagnau, 1982

Тело белое или с оранжевым, красным пигментом. Глазки обычно без пигмента. Рот. части редуцированного типа. Туберкулы тела слабо дифференцированы: б. м. обособлены Ос, иногда интерокулярные туберкулы головы и туберкулы Di на V сегм. бр. (рис. 56, 8). Di-группа хет иногда отс. VI сегм. бр. трудно различим, иногда без выемки. Распространение: п-ов Корея, Гималаи, Мадагаскар, Ц. и Ю. Африка.

32. Туберкулы Di на V сегм. бр. смещены к боковым частям тергита (рис. 56, 9, 15) 33
- Туберкулы Di на V на сегм. бр. не смещены к боковым частям тергита (рис. 56, 13, 14, 16, 17) 34
33. Третичная грануляция на теле имеется. Хета Ос_а на голове отс. Без рудимента прыг. вилки **Coreanura** Deharveng et Weiner, 1984

Типовой вид: *Coreanura filiae* Deharveng et Weiner, 1984

Тело без синего пигмента. 3+3 пигментированных глазка, иногда глаза отс. Туберкулы хорошо выражены. Дорс. макрохеты утолщены. Рот. части редуцированного типа. Дорс. сенсилла АО не смещена на 4-й чл. ус. Хетотаксия задней части головы перекрестного типа. В боковой части головы 2 туберкулы: Di и (L+So) (рис. 56, 3). V сегм. бр. с 1+1 туберкулами (Di+De+Di) (рис. 56, 9). Коготки без зубцов. Распространение: п-ов Корея.

- Третичная грануляция на теле отс. Хета Ос_а на голове имеется. Рудимент вилки в виде 2 небольших бугорков с 3 микрохетами каждый **Riozura** Cassagnau, 1983

Типовой вид: *Lobella yoshibai* Yosii, 1963

Синий пигмент на теле отс. 3+3 пигментированных глазка. Рот. части варьируют. Верхняя губа с примитивной для Neanurinae хетотаксией: 4/3, 4, 4. Туберкулы головы Ап обособлены от других. V сегм. бр. с 1+1 туберкулой (Di+De+Di) (рис. 56, 15). Распространение: Пакистан.

34. Глаза имеются 35
- Глаза отс. **Coecoloba** (часть видов, диагноз рода см. выше)
35. Дорс. защитная сенсилла АО не смещена на 4-й чл. ус. к сенсиллам S7, S8 (рис. 52, 14, 16) 36
- Дорс. защитная сенсилла АО смещена к сенсиллам S7, S8 на 4-й чл. ус. (рис. 52, 15, 17) 37
36. С 2+2 глазками, обычно лишенными пигмента (у встречающихся в Голарктике видов). Если 3+3 глазка, то макрохеты зазубренные **Vitronura** Yosii, 1963 sensu Cassagnau et Deharveng, 1981

Типовой вид: *Neanura mandarina* Yosii, 1954

Большинство видов имеет только желтый или красный пигмент. 2+2 непигментированных глазка, реже 3+3 черных. Рот. части редуцированного типа. Туберкулы хорошо дифференцированы. Имеются 3 интерокулярные туберкулы: 2Ап и Fg, расположенные треугольником (рис. 52, 11). На гр. и I—IV сегм. бр. имеется по 4+4 туберкулы. V сегм. бр. с 2+2 туберкулами: 2Di+2(De+Di) (рис. 56, 16), реже с 3 — при слиянии туберкул Di. Тенденция к криптопигии.

Распространение: Япония, п-ов Корея, Китай, Индия, Непал, Австралия, Ю. Африка; СССР (Д. Восток). Один из видов рода — *V. giselae* — космополит.

- С 3+3 черными глазками. Макрохеты обычно гладкие **Lobellina** Yosii, 1956 sensu Deharveng et Weiner, 1984

Типовой вид: *Lobella roseola* Yosii, 1954

Тело без синего пигмента. Максиллы стилетовидные, мандибулы 3- или многозубчатые. Дорс. хеты утолщены, с двойным контуром, закруглены на вершине. Туберкулы головы и туловища хорошо развиты. Покровы без ретикуляции. Хетотаксия задней части головы перекрестного типа. Туберкулы Di на II и III сегм. гр. несут по две макрохеты и 1 сильно редуцированную микрохету Di3. V сегм. бр. с 2+2 или 3+3 туберкулами, сенсилла (S) обособлена на De туберкуле или включена в Di туберкулу (рис. 56, 13).

Распространение: Япония, п-ов Корея, Малайзия, Куба.

37. На V сегм. бр. туберкулы De слиты с Di и включают сенсиллу (S) (рис. 56, 14). **Propeanura** Yosii, 1956 sensu Cassagnau, 1982

Типовой вид: *Achorutes pterothrix* Börner, 1909

Гетерогенный род. Пигмент, кроме красного и оранжевого, на теле отс. 3+3 глазка. Дорс. поверхность головы — см. рис. 56, 1. Рот. части варьируют. Туберкулы б. м. развиты в задней части тела (рис. 56, 14).

Распространение: п-ов Корея, Ю.-В. Азия, Австралия.

- На V сегм. бр. туберкулы De обособлены и несут сенсиллу (S) (рис. 56, 17) **Lobella** Börner, 1906 sensu Cassagnau, 1983

Типовой вид: *Achorutes (Lobella) sauteri* Börner, 1906

Синий пигмент на теле отс. 3+3 пигментированных глазка. Дорс. поверхность головы — см. рис. 56, 2. Рот. части варьируют. V сегм. бр. с 3+3 туберкулами. Распространение: Япония, п-ов Корея, Ю.-В. Азия, С. Америка.

Выделяются 3 подрода:

- а. Мандибула с 5—8 зубцами б
- Мандибула с 2—3 зубцами подрод **Telobella** Cassagnau, 1983
- Типовой вид:** *Propeanura wayang* Yosii, 1976
- б. Максилла с бахромчатыми ламеллами подрод **Protolobella** Cassagnau, 1983
- Типовой вид:** *Lobella (Lobella) assamensis* Yosii, 1966
- Максилла без бахромчатых ламелл, лишь слабо зазубрена на конце подрод **Lobella** s. str.

Тело широкое, короткое, уплощено, с сильно выдающимися туберкулами (рис. 24, 8). Покровы с ретикуляцией. Окраска синяя, черная, редко — с белыми пятнами. Размеры относительно крупные: 2—5 мм.

Дорсальные сенсиллы 4-го членика усика недифференцированы. 4-й членик усика слабо отделен от 3-го, с 3-лопастной апикальной везикулой. Вентральная сторона 4-го членика усика у некоторых видов с большим числом коротких хет.

Верхняя губа более чем с 8 хетами (рис. 47, 11). На нижней губе хеты L и B отсутствуют. Строение ротовых частей варьирует. Мандибула с 5—10 зубцами. Максилла с зубчатыми и бахромчатыми ламеллами, хорошо развитыми или редуцированными (рис. 48, 14). ПАО состоит из множества лопастей, расположенных в несколько рядов — в виде морулы. Диаметр ПАО лишь немного превышает диаметр одного глазка (рис. 13, 3). 5+5 глазков. Коготок без зубцов и эмподия. Прыгательная вилка и зацепка отсутствуют. VI сегмент брюшка раздвоен и всегда скрыт под V (криптопигия).

Единственный род подсемейства — *Morulina*, до недавнего времени рассматривался в рамках *Neapurginae*, сейчас выделен в самостоятельное подсемейство.

Род *Morulina* Börner, 1906

Типовой вид: *Anura gigantea* Tullberg, 1876

Распространение: голарктический род; в СССР — Сибирь, Д. Восток, горные и сев. районы европейской части.

ПОДОТРЯД ENTOMOBRYOMORPHA

(сост. М. Б. Потапов)

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА СЕМЕЙСТВ¹

1. Тибиотарзус дистально с модифицированной хетой в виде пластинки (рис. 68, 3).
IV—VI сегм. бр. слиты. Голова гипогнатическая. Литоральные формы **Actaletidae** (рис. 30, 7)
— Тибиотарзус несет лишь обычные хеты, реже чешуйки или головчатые хеты.
IV—VI сегм. бр. отделены друг от друга; если слиты, то голова прогнатическая 2
2. Тергит II сегм. гр. в передней части без макрохет, по хетотаксии и размеру близок к тергиту III сегм. гр. (рис. 6, 4). Чешуйки на теле отс. **Isotomidae** (рис. 25, 26)
— Тергит II сегм. гр. в передней части с группой сближенных друг с другом макрохет, по хетотаксии и размеру обычно заметно отличается от тергита III сегм. гр. (рис. 69, 1—3); если такие макрохеты отс., то на теле имеются чешуйки 3
3. Мукро очень короткий (рис. 16, 9). Денс сильно сужается к дист. концу, дорсально с многочисленными кольцами (рис. 16, 9) **Entomobryidae** (рис. 27)
— Мукро относительно длинный (рис. 72, 4, 14; 73, 15); если короткий, то денс цилиндрический 4
4. IV сегм. бр. по длине (вдоль средней линии) равен или меньше III (рис. 28, 1, 4). Чешуйки на теле имеются 5
— IV сегм. бр. более чем в 2 раза больше III-сегм. (рис. 28, 2). Чешуйки имеются или отс. 6
5. Мукро с многочисленными обычными хетами (рис. 73, 15) 4-й и 3-й чл. ус. кольчатые, 4-й значительно короче 3-го **Tomoceridae** (рис. 28, 1)
— Мукро без хет или с 1—2 расширенными хетами (рис. 74, 6—8). 3-й и 4-й чл. ус. некольчатые, 4-й близок по размеру к 3-му **Oncopoduridae** (рис. 28, 4)

¹ Не включены два тропических семейства: *Microfalculidae* Massoud et Betsch, 1966 и *Coenaletidae* Bellinger, 1985.

6. Денс с особыми перьевидными хетами (рис. 72, 1—4). Глаза отс.

— Денс без подобных хет, часто с шипами, шиповидными или реснитчатыми хетами и дист. выростом (рис. 72, 14, 15). Глаза имеются или отс. **Cyphoderidae** (рис. 28, 2) **Paronellidae**

СЕМЕЙСТВО ISOTOMIDAE

Семейство входит в подотряд *Entomobryomorpha*, так как его представители имеют редуцированный тергит I сегмента груди, не несущий дорсально хет и частично скрытый под II.

Поверхность тела не имеет обычно грануляции, видимой в световой микроскоп, несет большое число добавочных хет (неохетоз).

Характеризуется слабой (по сравнению с другими семействами подотряда) дифференциацией хет, при которой макрохеты отличаются от обычных только по размеру и иногда зазубренностью, ботриотрихии присутствуют лишь у части и только на сегментах брюшка (рис. 57). Чешуйки на теле отсутствуют. Только в этом семействе *Entomobryomorpha* прыгательная вилка и эмподий могут редуцироваться до полного отсутствия. II тергит груди слабо отличается от III по хетотаксии и никогда не несет в передней части группу сближенных друг с другом макрохет (рис. 6, 4), как у других *Entomobryomorpha* (Szeptycki, 1979).

От мелких до крупных форм. Пигмент отсутствует или имеется в последнем случае обычно диффузно распределен по поверхности тела. Лишь у некоторых поверхностных групп (*Isotomurus*, *Isotoma* s. str.) может располагаться в виде пятен или полос. Грануляция покровов, видимая в световой микроскоп, отсутствует. Лишь у части родов поверхность мозаична (*Tetracanthella*, *Anurophorus*) или вторично гранулирована (*Paranurophorus*, *Pachyotoma*).

Иногда наблюдается утолщение кутикулы, складчатость, бугорчатость покровов дорсально вдоль медиальной линии или на конце тела. В отдельных случаях это является следствием экоморфоза. Хеты тела обычно гладкие. Макрохеты отличаются от обычных хет лишь по размеру. На поверхности тела в процессе постэмбрионального развития обычно появляется большое число добавочных хет (рис. 57, 2, 3), реже их немного (*Uzelia*, *Tetracanthella* и др.; рис. 57, 4). Обычно четко выражена гетерохетность (рис. 57, 3, 4), в отдельных случаях наблюдается гомохетность (*Pachyotoma* и др.; рис. 57, 2). Одной из важных характеристик семейства является сильное варьирование количества сенсорных хет на тергитах тела. Л. Деарван (Deharveng, 1977, 1979) указывает примерное количество сенсорных хет для гипотетического примитивного типа: 9, 9, 7, 7, 6, 5—6 (II, III сегменты груди, I—V сегменты брюшка соответственно, половина тела). У большинства *Isotominae* это количество близко к примитивному (рис. 57, 5). Например *Isotoma monochaeta*: 6, 6, 5, 5, 4, 6. У *Anurophorinae* уменьшено: 2—5, 2—5, 1—3, 1—3, 1—4; 2—3, 2—5 (рис. 57, 7). У видов рода *Isotomiella* очень сильно редуцировано (рис. 57, 6): 3, 2, 0, 0, 1, 4 (I минор). Виды линии *Coloburella-Pachyotoma-Hydroisotoma* имеют сильно увеличенное количество сенсорных хет на отдельных тергитах. Так, у *Pachyotoma* cf. *crassicauda*: 7, 7, 7, 6, 5, 13, 10. У некоторых родов имеются гладкие или реснитчатые трихоботрии (рис. 57, 1).

Усики средней длины, обычно длиннее и тоньше, чем у *Poduromorpha*, но короче, чем у других семейств *Entomobryomorpha*. Апикальная везикула на 4-м членике усика отсутствует или имеется, иногда есть субапикальная хетоидная сенсилла. Количество сенсилл на дорсальной поверхности 4-го чл. ус. велико, но обычно они слабо отличаются от хет (рис. 12, 7), реже явно дифференцированы (*Folsomina*, *Isotomiella*; рис. 67, 1, 2). АО обычно с парой укороченных внутренних сенсилл, иногда прикрытых складкой, защитные сенсиллы часто плохо отличаются от обычных хет (рис. 12, 9). 1-й членик усика обычно несет мелкие сенсиллы. Ротовые органы жующего типа: мандибула с молярной пластинкой, максилла с шестью ламеллами. У некоторых групп часто изменяются максиллы (рис. 61, 9—15), реже мандибулы (рис. 61, 4—6). Верхняя губа типичная, реже видоизменена: при этом лабральные хеты смещены на край (рис. 61,

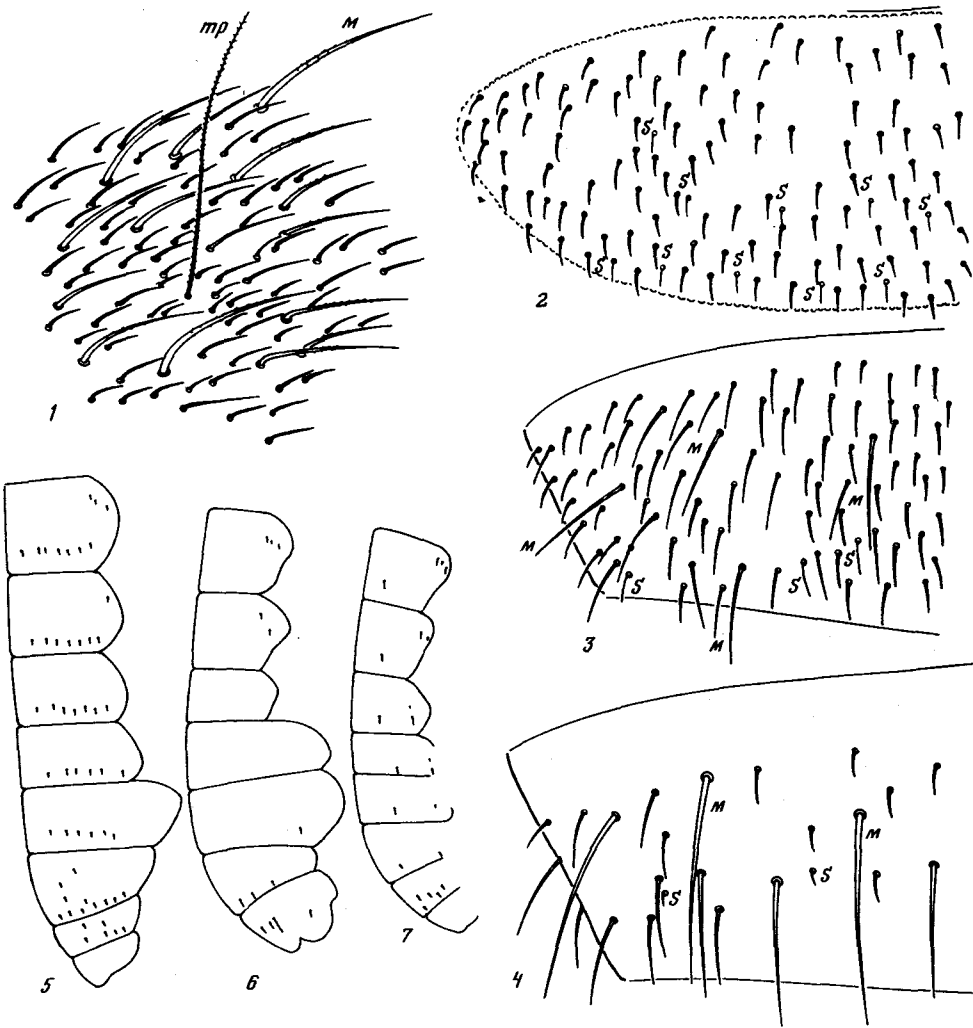


Рис. 57. Сем. Isotomidae. Хетотаксия тела (по Деарвану и ориг.)

1—IV сегм. бр. (часть) *Isotomurus gr. palistris*; 2—4—IV сегм. бр.: 2—*Pachyotoma caucasica*, 3—*Cryptopygus ponticus*, 4—*Uzelia furcata*; 5—7—сенсорная хетотаксия: 5—*Isotoma cf. fennica* (1 стадия), 6—*Isotomiella minor*, 7—*Proisotoma palustris*. *tr* — трихоботрия; *m* — макрочета

1—3). Количество сублобальных волосков и форма папиллы на наружной доле максиллы (рис. 10, 7, 8) варьирует.

ПАО имеется, обычно в виде простого пузырька, реже удлиненный и подразделенный перетяжкой в середине (рис. 13, 4, 6, 7), в редких случаях отсутствует (*Folsomia*, *Isotomiella*). Количество глазков варьирует. Трохантеральные органы на ногах отсутствуют. Головчатые волоски, часто несколько на одном тибготарзусе, присутствуют или отсутствуют. Коготок может нести внутренние, латеральные и наружные зубцы. Эмподий развит, иногда редуцирован или отсутствует (рис. 67, 11—19).

Вентральная трубка обычно несет хеты на боковых лопастях, передней и задней поверхностях (рис. 15, 3—6). Количество хет и зубцов на зацепке варьирует. Прыг. вилка развита, часто длинная, но может редуцироваться вплоть до полного отсутствия. Форма очень разнообразна. Денс может быть цилиндрическим или равномерно сужи-

вающимся, кольчатым, гладким с гранулами или бугорками. Мукро хорошо развит, иногда слит с денс, количество зубцов, форма и величина мукро, характер ламелл варьируют.

У некоторых видов отмечен половой диморфизм, выражающийся в наличии шипов на теле (*Dimorphotoma*; рис. 59, 13). При эпитокии у самцов некоторых видов рода *Vertagopus* могут появляться утолщенные и реснитчатые хеты. Анальное отверстие находится терминально, может быть сдвинуто на вентральную сторону при уменьшении или отсутствии прыгательной вилки.

У большого числа родов на VI или V и VI члениках брюшка имеются шипы, количество и расположение их варьирует (рис. 58). У ряда родов шипы и шипообразные хеты могут возникать при экоморфозах и эпитокии.

При составлении системы родов *Isotomidae* традиционно родовой вес имеют следующие основные признаки:

- 1) число и расположение шипов на теле. Признак не имеет родowego или подродowego веса, если возникновение шипов является следствием экоморфоза (так называемые бывшие «рода»: *Spinisotoma*, *Frisonia*);
- 2) число сенсорных хет на сегментах тела. Имеет значение при наличии большой разницы в их количестве;
- 3) сильная модификация мандибул (*Metisotoma*) или максилл (*Archisotoma*, *Secotomodes*);
- 4) характер видимой грануляции кутикулы. Не имеют родowego или подродowego веса: морщинистость или утолщение кутикулы на заднем конце тела или вдоль медиальной линии (некоторые *Proisotoma*, *Anurophorus* и др.) и любое видоизменение тегумента, являющееся результатом экоморфоза (*F. nigromaculata*);
- 5) наличие трихоботрий на теле;
- 6) морфология прыгательной вилки:
 - а) хетотаксия вентральной поверхности манубрия. Выделяются три варианта: отсутствие, наличие большого (свыше 25) или небольшого (менее 9) числа хет;
 - б) степень развития прыг. вилки (длина), выраженность зацепки. Имеет родовой или подродовой вес лишь при наличии большого разрыва между разными видами по этому признаку;
 - в) структура денс и мукро (наличие или отсутствие зубцов, но не их число, наличие ламелл).
- 7) наличие или отсутствие ПАО;
- 8) разделенность IV и V чл. бр., разделенность V и VI чл. имеет таксономический вес лишь в некоторых случаях;
- 9) количество глазков имеет вес лишь при большом разрыве по этому признаку у разных видов (например, *Paranurophorus* — 0+0, *Coloburella* — 6+6 — 8+8).

Традиционно семейство *Isotomidae* делят на два подсемейства: *Anurophorinae* Börner, 1901; *Isotominae* Schäffer, 1896. В первом подсемействе прыгательная вилка отсутствует; если имеется, то не достигает вентральной трубки, обычно короткая. Представители второго подсемейства имеют длинную прыгательную вилку. Существуют рода, занимающие промежуточное положение по этому основному признаку между этими подсемействами (*Cryptopygus* s. l., *Proisotoma* s. l., *Vertagopus* и др.). По степени редукции прыгательной вилки некоторые авторы принимают деление *Anurophorinae* s. l. на *Anurophorinae* s. str. и *Proisotominae*, между последними подсемействами промежуточных родов еще больше.

Деарван (Deharveng, 1977, 1979), исследовав сенсорную хетотаксию, показал наличие крупных естественных групп внутри *Isotomidae*, что позволило пересмотреть диагнозы подсемейств. Он выделяет несколько филогенетических линий. Линия *Coloburella*—*Pachyotoma*—*Hydroisotoma* имеет обильную сенсорную хетотаксию, цилиндрический, дорсально некольчатый денс, гранулированную кутикулу (исключение — *Hydroisotoma*). *Anurophorinae* s. l. имеет редуцированную сенсорную хетотаксию, прыгательная вилка уменьшена или отсутствует; если увеличена, то денс обычно кольчатый, мукро обычно с двумя зубцами. К этому подсемейству относятся: *Anurophorus*, *Archisotoma*, *Ballistura*, *Cryptopygus*, *Dimorphotoma*, *Folsomia*, *Folsomides*, *Folsomia*, *Isotomodella*, *Isotomodes*, *Martynovella*, *Mucracanthus*, *Narynia*, *Proisotoma*, *Pseudanurophorus*, *Pseudofolsomia*, *Secotomodes*, *Tetracanthella*, *Tiancanthella*, *Uzelia* (фауна СССР). Представители *Isotominae* обладают обильной сенсорной хетотаксией, средней или длин-

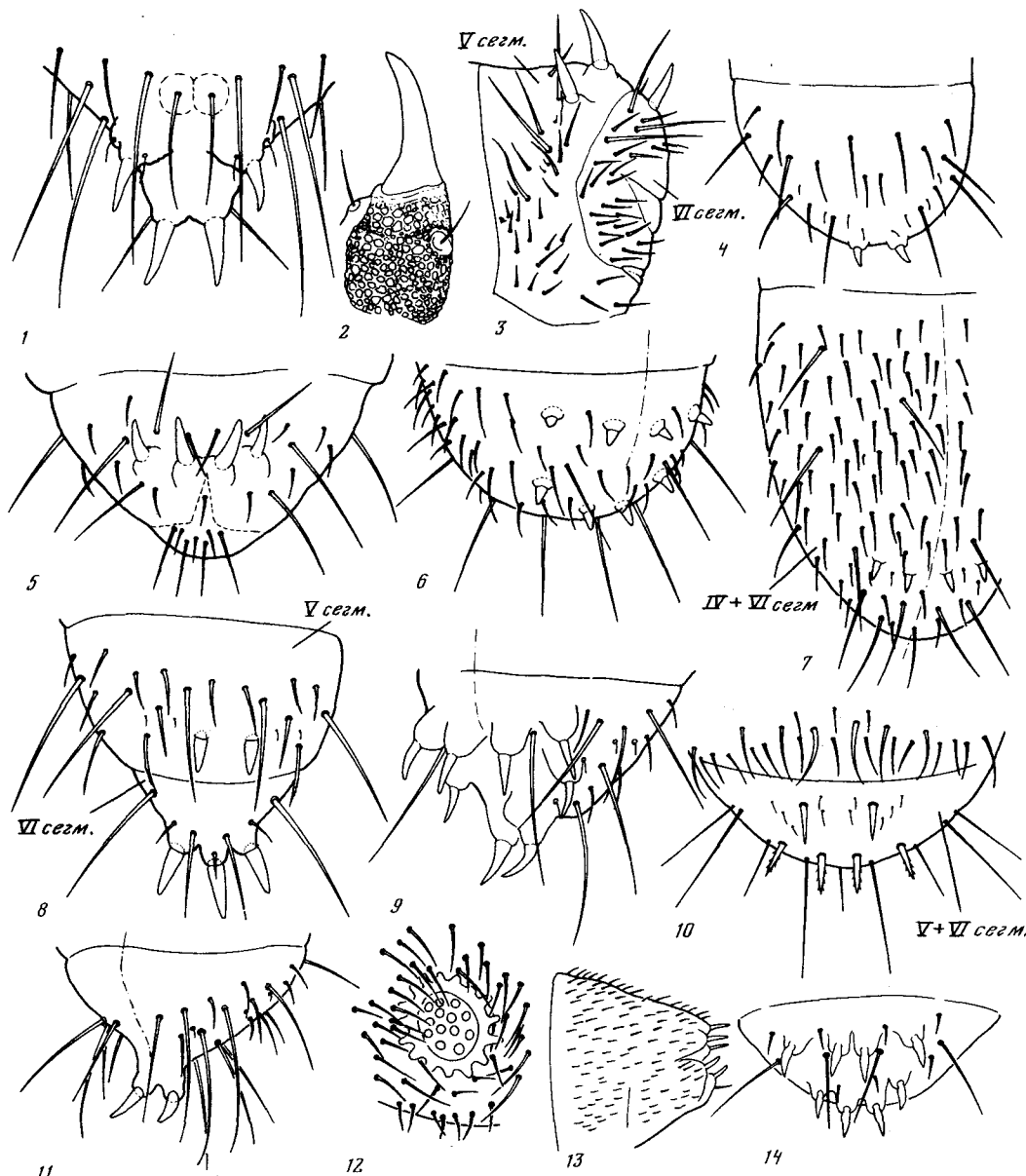


Рис. 58. Сем. Isotomidae. Последние сегменты брюшка (по Деарвану, Кассаньо, Русеку, Стаху, Христиансену и Беллинджеру, Гама, Челнокову и ориг.)

1 — *Tetracanthella wahlgreni*; 2 — *T. montana*; 3 — *Pentacanthella decemocolata*; 4 — *Martynovella nana*; 5 — *Tetracanthella acuminata*; 6 — *Weberacantha octa*; 7 — *Pseudofolsomia spinata*; 8 — *Tuvia prima*; 9 — *Tiancanthella martynovae*; 10 — *Isotomodes armatus*; 11 — *Uzelia furcata*; 12 — *Proctostephanus stuckeni*; 13 — *Hydroisotoma schaefferi*; 14 — *Octodonthophora ornata*. 1—6, 8, 9, 11, 13 — V и VI сегм.; 7, 10 — IV—VI сегм.; 12 — часть V сегм.

ной прыгательной вилкой, кольчатым денс и мукро не менее чем с 3 зубцами. К нему относятся: *Agrenia*, *Isotoma*, *Isotomurus*, *Metisotoma*, *Panchaetoma*, *Semicerura*, *Vertagopus* (фауна СССР). Обособленное положение занимает род *Isotomiella*. *I. minor* имеет длинную вилку, тонкий, кольчатый денс, мукро с 3 зубцами и сильно редуцированную сенсорную хетотаксию.

Классификация внутри семейства, основанная на старых признаках, несовершенна, возможны формальные таксоны. Из-за неполноты устоявшейся системы Isotomidae мы принимаем некоторые рода в широком смысле (например, *Isotoma* включает *Desoria*, *Pseudisotoma* и др.). В дальнейших исследованиях, возможно, некоторые рода будут переведены в подрода или наоборот. В своей системе мы пытались лишь избежать чрезмерного дробления или объединения таксонов, но при этом, по возможности учесть все современные морфологические исследования (Dehagveng, 1977, 1978, 1979, 1981b; Fjellberg, 1984; Najt, 1977, 1981, 1983; Yosii, 1963; и др.) и крупные сводки (Мартынова, 1971; Christiansen, Bellinger, 1980—1981, Salmon, 1964; Stach, 1947; Uchida, 1972a). В таблицу включено 58 родов и подродов.

Определительная таблица родов и подродов¹

1. V и (или) VI сегм. бр. несут шипы или шиповидные хеты, четко отличающиеся от обычных макрохет (рис. 58) 2
- V и VI сегм. бр. не несут шипов или шиповидных хет 18
- = Самцы с сильно утолщенными или перьевидными хетами почти на всех сегментах тела (рис. 59, 10, 13) 16
2. V сегм. бр. дорсально с крупным и четким бородавчатым выростом, несущим крупные наружные зубцы (рис. 58, 12) **Proctostephanus** Börner, 1902

Типовой вид: *Proctostephanus stuckeni* Börner, 1902

Кутикула гладкая или б. м. гранулирована. 8+8 глазков. Прыг. вилка имеется, короткая. Манубрий вентрально с 1—2 хетами. Денс с 2—12 дорс. и 1—3 вентр. хетами. Мукро почти всегда слит с денс.

Распространение: Британские острова, Средиземноморье, Азорские острова, Ю. Америка.

- V сегм. бр. без бородавчатого выроста 3
3. VI сегм. бр. терминально вытянут и переходит в шипообразную папиллу, часто раздвоенную на конце (рис. 59, 3) **Pseudanurophorus** (часть видов, диагноз см. ниже)

— Конец брюшка с обычными шипами или шиповидными хетами 4

4. Прыг. вилка длинная, в согнутом состоянии достигает вентр. трубки. Манубрий вентрально, как правило, с многочисленными хетами (больше 14) (рис. 66, 1—3) 15

— Прыг. вилка отс., если имеется, то короткая (не достигает вентр. трубки). Манубрий вентрально без хет или с несколькими хетами дистально (меньше 12) (рис. 62; 63, 8—10) 5

5. IV, V и VI сегм. бр. слиты, без глаз и пигмента (рис. 58, 7). **Pseudofolsomia** Martynova, 1967

Типовой вид: *Pseudofolsomia acanthella* Martynova, 1967

Близок к *Folsomia*. Кутикула гладкая. Сенсорная хетотаксия редуцирована. ПАО длинный и узкий. Прыг. вилка короткая, манубрий дорсально без или с 1+1 хетой, денс короткий, некольчатый, дорсально с 2—3, вентрально с 1—2 хетами, мукро 2-зубчатый (рис. 65, 10). На дорс. стороне V сегм. или V и VI сегм. бр. 3—4 шипа без папилл.

Распространение: СССР (южн. и вост. районы европейской части).

- IV сегм. отделен от V сегм. бр., глаза и пигмент имеются или отс. 6
6. Глаза и пигмент отс. 7
- Глазков 5+5 или больше, пигмент хотя бы на глазном пятне имеется 8

¹ У всех родов ПАО и эмподий имеются, если не указано иначе.

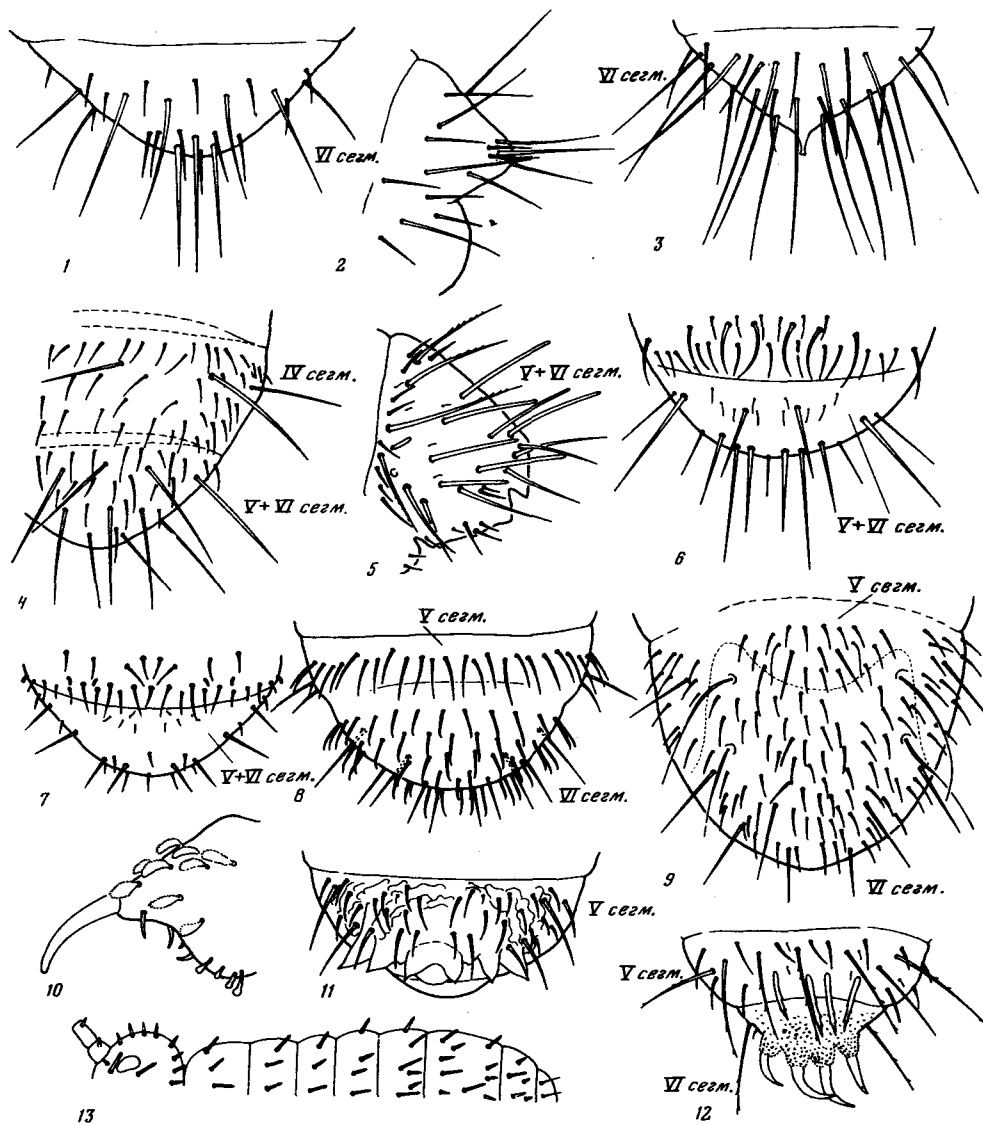


Рис. 59. Сем. Isotomidae. Последние сегменты брюшка (по Гама, Гринбергсу, Йосии, Мартыновой, Мартыновой и Челнокову, Потапову, Русеку, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру)

1, 2 — *Narynia setosa* (1 — сверху, 2 — сбоку); 3 — *Pseudanurophorus hissaricus*; 4 — *Appendisotoma absoloni*; 5 — *Micrisotoma achromata*; 6 — *Isotomodes productus*; 7 — *Micranurophorus musci*; 8 — *Secotomodes sibiricus*; 9 — *Archisotoma* cf. *interstitialis*; 10 — шип на IV сегм. бр. *Guthriella muskegis*; 11, 12 — экоморфные формы: 11 — *Desoria tigrina*, 12 — *Isotoma* (s. str.) sp. (*Tetracanthura mirabilis*); 13 — расположение шипов на теле *Dimorphotoma muriphila*

7. Прыг. вилка имеется. V и VI сегм. бр. сильно отличаются от др. сегментов по хетотаксии: несут несколько прямых макрохет, шиповидных хет, обычных мелких хет мало (рис. 58, 10) **Isotomodes** (часть видов, диагноз см. ниже)

— Прыг. вилка отс. Все сегм. бр. покрыты обычными мелкими хетами и слабо дифференцированными макрохетами (рис. 58, 4) **Martynovella** Deharveng, 1979

Син.: *Biacantha* Martynova, 1968 non Wolfgang, 1954

Типовой вид: *Biacantha nana* Martynova, 1968

Кутикула очень тонко мозаичная, почти гладкая. Гетерохетность слабая. Сенс. хетотаксия редуцирована. Тибиотарз. головчатых волосков нет. Почти терминально (V сегм. бр.) 2 ан. шипа на низких папиллах. VI сегм. бр. скрыт под V и слит с ним.

Распространение: СССР (Тянь-Шань, Гиссарский хр.).

8. Манубрий вентрально без хет, редко с 1+1 хетой. Все ан. шипы (или часть из них) имеют папиллы, обычно расположены на теле терминально. Покровы мозаичные или гранулированные, редко гладкие 9

— Манубрий вентрально несет от 2+2 до 5+5 хет. Ан. шипы обычно без папилл, расположены на дорс. поверхности 2 последних сегм. бр. Покровы гладкие

. **Proisotoma**, подрод **Appendisotoma**

(часть видов, диагноз см. ниже)

9. С 2 ан. шипами на конце бр. (рис. 58, 11) **Uzelia** Absolon, 1901¹

Син.: *Pentapleotoma* Börner, 1903; *Protanurophorus* Bagnall et Womersley in Womersley, 1925; *Paruzelia* Martynova, 1971 non Melinchar, 1903.

Типовой вид: *Uzelia setifera* Absolon, 1901

Покровы гладкие или мозаичные. Слабая неохетность (рис. 57, 4), сильно выражена гетерохетность, на конце бр. макрохеты наиболее длинные, загнутые или головчатые. 8+8 глазков. ПАО — узкий эллипс. Эмподий отс. Тибиотарз. головчатые волоски имеются. Прыг. вилка отс. или имеется в виде складки, иногда выражены все ее части: зубовидный мукро, укороченный и утолщенный денс и манубрий (рис. 62, 11, 12). 2 ан. шипа на V сегм. бр. VI сегм. бр. скрыт под V и слит с ним.

Распространение: голарктический род; в СССР — С. Кавказ, Тува, Тянь-Шань, Гиссарский хр., Ю. Приморье.

— Больше 4 ан. шипов на последних сегм. бр. 10

10. 8 ан. шипов на последних сегм. бр. (рис. 58, 6, 9) 11

— 4—5 ан. шипов на последних сегм. бр. (рис. 58, 1, 3, 5, 8) 12

11. Шипы на низких папиллах (рис. 58, 6) **Weberacantha** Christiansen, 1951

Типовой вид: *Weberacantha octa* Christiansen, 1951

Кутикула мозаична, VI сегм. бр. отделен от V и частично скрыт под ним. У единственного вида рода: 8+8 глазков, манубрий вентрально с 1+1 хетой, мукро 3-зубчатый (рис. 62, 16). Распространение: С. Америка (Аляска, с.-з. Канада).

— Шипы на высоких папиллах (рис. 58, 9, 14) **Tiancanthella** Rusek, 1979

Типовой вид: *Tiancanthella martynovae* Rusek, 1979

Выделяются 2 подрода:

а. Прыг. вилка отс. подрод **Tiancanthella** s. str.

Кутикула мозаична. Четкая гетерохетность. Ан. шипы относительно тонкие (рис. 58, 9).

У единственного вида 7+7 глазков.

Распространение: СССР (Тянь-Шань).

— Прыг. вилка имеется подрод **Octodonthophora** Tshelnokov, 1988

Типовой вид: *Octodonthophora ornata* Tshelnokov, 1988

Четкая гетерохетность. Прыг. вилка короткая, манубрий вентрально без хет. У единственного вида: 6+6 глазков, денс с 1 вентр. и 3 дорс. хетами, мукро с 2 зубцами. Ан. шипы утолщенные (рис. 58, 14).

Распространение: СССР (Магаданская обл.).

12. 4 ан. шипа на последних сегм. бр. (рис. 58, 1, 5) 13

— 5 ан. шипов на последних сегм. бр. (рис. 58, 3, 8) 14

13. Кутикула мелко или крупно мозаична. На каждом сегм. тела обычно 2—3 пары макрохет (как на рис. 57, 4) **Tetracanthella** Schött, 1891

Син.: *Lubbockia* Haller, 1880 non Claus, 1862; *Deuterolubbockia* Dalla Torre, 1895.

Типовой вид: *Tetracanthella pilosa* Schött, 1891

Очень сильная гетерохетность. Окраска обычно интенсивно синяя или черная. Сенс. хетотаксия редуцирована. От 6+6 до 8+8 глазков. Эмподий имеется, реже отс., тибиотарз. головчатые волос-

¹ В таблицу не включен род *Anurophorouzelia* Stach, 1947 (Япония), так как описан по одному экземпляру и не был отмечен впоследствии. Отличается от *Uzelia* разделением V и VI сегм. бр. и структурой ан. шипов, которые представляют собой гранулированные папиллы на VI сегм. бр.

ки часто имеются. Прыг. вилка отс., редуцирована, или имеется со всеми частями: манубрий без вентр. хет, денс некольчатый, мукро зубовидный или 2-зубчатый (рис. 62, 7—9). 4 ан. шипа на V сегм. бр., VI сегм. бр. слит с V и часто скрыт под ним. Анус располагается вентрально, если шипы сильно вынесены назад (рис. 58, 1, 2). Если шипы не выходят за конец брюшка, то анус располагается почти терминально (рис. 58, 5).

Распространение: голарктический род; в СССР — сев. и горные районы.

— Кутикула гладкая, на поверхности заметны лишь мелкие, отстоящие друг от друга точки. На II и III сегм. гр. и I сегм. бр. с одной парой макрохет

Blissia Rusek, 1985

Типовой вид: *Blissia glabra* Rusek, 1985

Сенс. хетотаксия редуцирована. Пигмент развит слабо. У единственного вида рода: 8+8 глазков; тибготарз. головчатых волосков нет; прыг. вилка короткая, со всеми частями. Ан. шипы без хорошо выраженных папилл, располагаются почти в одном поперечном ряду.

Распространение: С. Канада.

14. 3 крупных ан. шипа на VI сегм. бр. и 2 — на V сегм. бр., VI сегм. бр. по длине близок к V, хорошо виден сверху (рис. 58, 8) . . . *Tuvia* Grinbergs, 1962

Типовой вид: *Tuvia prima* Grinbergs, 1962

Кутикула мозаична. Четкая гетерохетность. Сенс. хетотаксия редуцирована. На 4-м чл. ус. имеется апик. везикула. 8+8 глазков. ПАО узко эллиптический, тибготарз. головчатые волоски отс. Прыг. вилка имеется, денс стройный, мукро отс., манубрий вентрально без хет (рис. 62, 15).

Распространение: В. Китай, Монголия; СССР (Тува).

— 1 ан. шип на VI сегм. бр. и 4 — на V сегм. бр. VI сегм. бр. сильно редуцирован и частично скрыт под V (рис. 58, 3) . . . *Pentacanthella* Deharveng, 1979

Типовой вид: *Pentacanthella decemoculata* Deharveng, 1979

Покровы гранулированы. Четкая гетерохетность, сенс. хетотаксия редуцирована. У единственного рода: 5+5 глазков, денс и манубрий не имеют вентр. хет, мукро отс. (как на рис. 62, 9). Распространение: США (Вайоминг).

15. Шипы располагаются на дорс. поверхности V и (или) VI сегм. бр. (рис. 59, 11, 12) . . . *Isotoma* s. str., *Isotoma* (Desoria), *Gnathisotoma* (экоморфные формы; часть видов, диагнозы см. ниже)

— Шипы располагаются терминально на лопастях вокруг ан. отверстия (рис. 58, 13) . . . *Hydroisotoma*, *Panchaetoma* (самки; часть видов, диагнозы см. ниже)

16. IV сегм. бр. с 2 крупными латер. шипами (рис. 59, 10). *Guthriella* Börner, 1906

Типовой вид: *Isotoma muskegis* Guthrie, 1903

Покровы туберкулированы. 8+8 глазков. Манубрий вентрально без хет, денс цилиндрический, дорсально гранулирован, мукро с ламеллами.

Распространение: США (Миннесота, Орегон, Онтарио).

— IV сегм. бр. без крупных латер. шипов . . . 17

17. Манубрий вентрально с одной парой хет. Денс цилиндрический . . . *Dimorphotoma* Grinbergs, 1975

Син.: *Dimorphiella* Grinbergs, 1968 non Valkanov, 1928

Типовой вид: *Proisotoma* (*Dimorphiella*) *muriphila* Grinbergs, 1968

Тело утолщено. Покровы гладкие. 8+8 глазков. Денс б. м. цилиндрический, дорсально бугорчатый, мукро с 3 зубцами (рис. 64, 11).

Распространение: о-в Крит; СССР (Тува).

— Манубрий вентрально с многочисленными хетами. Денс суживается к дист. концу . . . *Vertagopus* (эпитокные самцы; часть видов, диагнозы см. ниже)

18. IV, V и VI сегм. бр. слиты, иногда на месте границы IV и V сегм. дорсально есть узкая полоса без хет, которая всегда уже пролос без хет между первыми сегм. бр. (рис. 60, 3) . . . 19

— IV и V сегм. бр. отделены швом; если швы трудно различимы на всех сегм. тела, то полоса без хет между IV и V сегм. бр. не уже, чем между другими сегм. (рис. 60, 1, 2) . . . 21

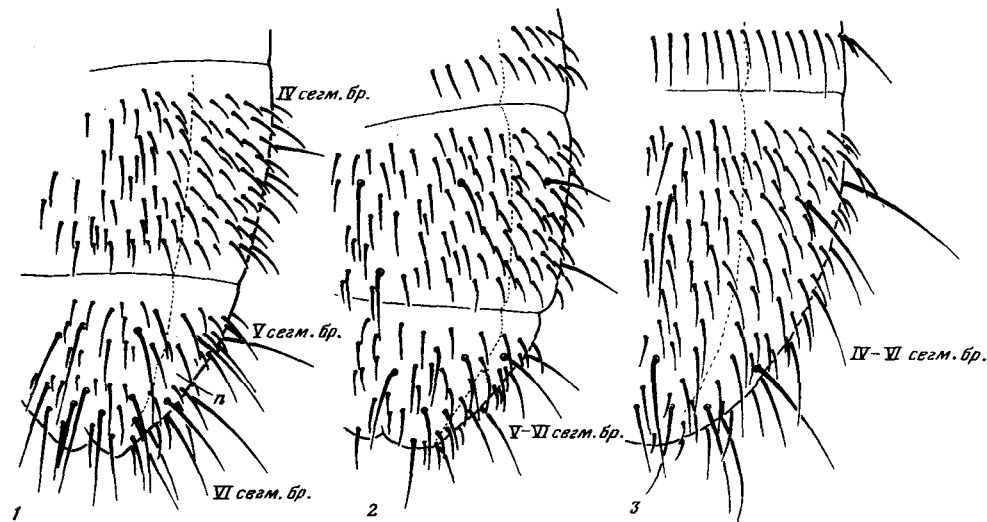


Рис. 60. Сем. Isotomidae. Последние сегменты брюшка (ориг.)

1 — *Vertagorus cinereus*; 2 — *Cryptopygus ponticus*; 3 — *Folsomia quadrioculata*. n — полоса без хет (условная граница между сегм.)

19. ПАО отс. Мукро серповидный (рис. 65, 12) . . .

Folsomia Denis, 1931

Син.: *Denisia* Folsom, 1932 non Hübner, 1825

Типовой вид: *Folsomia onychiurina* Denis, 1931

Покровы гладкие. Край верхней губы с 4 мелкими шипиками, повернутыми к лабральным хетам. У типового вида глаза отс., 4-й чл. ус. с несколькими утолщенными и 2 крупными, овальными сенсиллами (рис. 67, 2). Прыг. вилка длинная и тонкая (рис. 65, 11, 12).

Распространение: космополитный род; в Голарктике — обычно в южн. районах; в СССР — юг европейской части, севернее — в теплицах.

— ПАО имеется. Мукро с зубцами . . . 20

20. Мандибула с апик. зубцами (как на рис. 61, 4). Дист. хета наружной лопасти максиллы обычной формы . . . *Folsomia* Willem, 1902

Син.: *Holotoma* Bagnall, 1949; *Holotomodes* Bagnall, 1949; *Litsteria* Bagnall, 1949; *Litsterodes* Bagnall, 1949; *Mucrosomia* Bagnall, 1949; *Stachomia* Bagnall, 1949.

Типовой вид: *Folsomia candida* Willem, 1902

Гетерогенный род. Кутикула гладкая или слабо гранулированная (отмечен экоморфоз, проявляющийся в наличии грубой грануляции на V и VI сегм. бр. (*F. nigromaculata*). Глазков от 0+0 до 8+8. ПАО от мелкого широкого эллипса до очень узкого и длинного, иногда с перетяжкой и внутр. зубчиками. Манубрий на вентр. стороне имеет от 1+1 (очень редко хеты отс.) до 15+15 хет. Денс стройный, с кольчатостью на дорс. поверхности (редко кольчатость нечеткая), вентрально от 7 (редко 4) до 30 и более хет (рис. 65, 7—9).

Распространение: космополитный род; основное видовое разнообразие в Голарктике; в СССР — по всей территории.

— Мандибула без апик. зубцов. Дист. хета наружной лопасти максиллы расширена (рис. 61, 6, 7) . . . *Gnathofolsomia* Deharveng et Christian, 1984

Типовой вид: *Gnathofolsomia palpata* Deharveng et Christian, 1984

Покровы гладкие. Максилла с увеличенными ламеллами (рис. 61, 12). У единственного вида рода: 2+2 глазка, денс кольчатый, манубрий с одной парой хет. В пещерах.

Распространение: Австрия.

21. Манубрий длинный (в несколько раз больше вместе взятых денс и мукро), с латер. шипообразными выростами. Мукро в виде мощного изогнутого шипа (рис. 62, 13, 14) . . . *Mucracanthus* Stebayeva, 1976

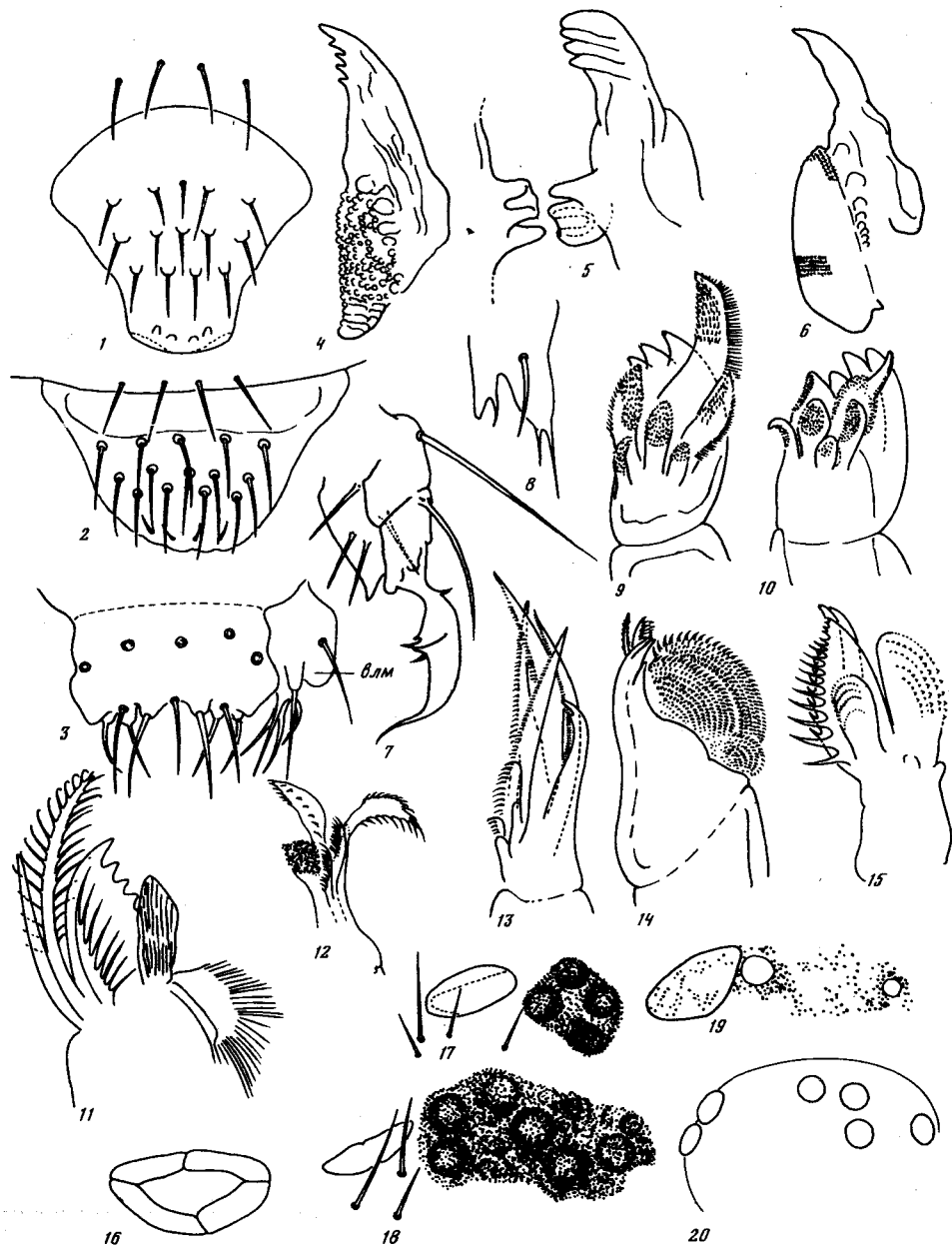


Рис. 61. Сем. Isotomidae. Детали строения головы (по Второву и Мартыновой, Деарвану и Христиану, Йосии, Кассаньо, Дунгеру, Мартыновой и Челнокову, Потапову, Русеку, Стаху, Начт, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру)

1-3 — верхняя губа: 1 — *Parisotoma notabilis*, 2 — *Micrisotoma achromata*, 3 — *Archisotoma* sp.; 4-6 — мандибула: 4 — *Isotoma pamirensis*, 5 — *Metisotoma grandiceps*, 6 — *Gnathofolsomia palpata*; 7-8 — внешняя лопасть максиллы: 7 — *G. palpata*, 8 — *Secotomodes caucasicus*; 9-15 — головка максиллы: 9 — *Desoria nivea*, 10 — *Desoria* sp., 11 — *Archisotoma utinomii*, 12 — *G. palpata*, 13 — *Gnathisotoma bicolor*, 14 — *M. grandiceps*, 15 — *Secotomodes sibiricus*; 16 — ПАО *M. achromata*; 17-19 — ПАО и глазное пятно: 17 — *Parisotoma notabilis*, 18 — *Isotoma pseudomaritima*; 19 — *P. vtorovi*; 20 — расположение глазков у *Myopia alaskana*. в.л.м. — внешняя лопасть максиллы

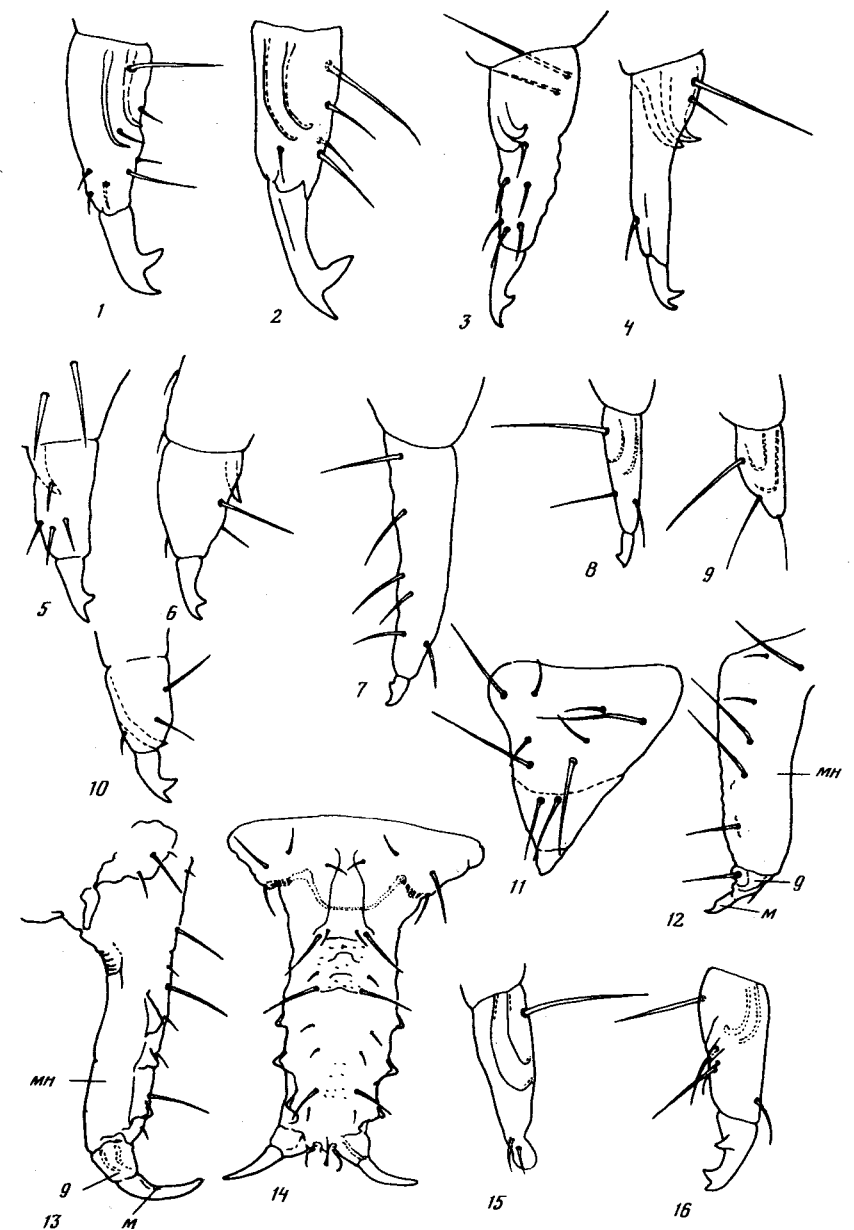


Рис. 62. Сем. Isotomidae. Прыг. вилки и их детали (по Мартыновой и Челнокову, Мартыновой, Гама, Йосии, Носеку, Стаху, Стебаевой, Христиансену и Беллинджеру)

1 — *Narynia setosa*; 2 — *N. andreevae*; 3 — *Isotomodes sexsetosus*; 4 — *I. productus*; 5 — *Dagamaea tenuis* (= *D. japonica*); 6 — *D. danieli*; 7 — *Tetracanthella sexsetosa*; 8 — *T. montana*; 9 — *T. wahlgreni*; 10 — *Isotomodella pusilla*; 11 — *Uzelia furcata*; 12 — *Uzelia condarensis*; 13-14 — *Mucracanthus altaicus* (13 — сбоку, 14 — дорсально); 15 — *Tuvia prima*; 16 — *Weberacantha octa*. мн — манубрий; д — денс; м — мукро

- Типовой вид:** *Micracanthus altaicus* Stebayeva, 1976
Гетерохетность. Глаза отс. Своеобразная прыг. вилка вкладывается в углубление на вентр. поверхности бр. ПАО с утолщенным краем.
Распространение: СССР (С. Казахстан, Алтай).
- Прыг. вилка, если имеется, обычной формы. Манубрий часто короче денс, если длиннее, то не больше, чем в 2 раза 22
22. Прыг. вилка полностью отс. 23
- Прыг. вилка имеется, хотя бы в виде рудимента 25
23. V сегм. бр. сильно редуцирован, дорсально несет не более 10 обычных хет (рис. 59, 7) **Micranurophorus** Bernard, 1977
- Типовой вид:** *Micranurophorus musci* Bernard, 1977
Кутикула гладкая. Глаз нет. Тибиотарз. головчатых волосков нет. Хетотаксия последних сегм. бр. сходна с таковой у *Isotomodes*.
Распространение: США (Мичиган), Европа; в СССР — Прибалтика.
- V сегм. бр. не редуцирован, несет большое число хет. 24
24. Глазков от 8+8 до 2+2. Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется (рис. 67, 3) **Anurophorus** Nicolet, 1841
- Син.: *Bourletia* MacGillivray, 1893
Типовой вид: *Anurophorus laticis* Nicolet, [1842]
Кутикула мозаична, реже тонко гранулирована. Конец бр. часто морщинистый или бугорчатый. Сенс. хетотаксия редуцирована. Гетерохетность. Тибиотарз. головчатые волоски имеются или отс. (рис. 67, 17). Эмподий имеется или отс. VI сегм. бр. почти всегда частично скрыт под V, иногда слит с ним.
Распространение: космополитный род; почти все виды в Голарктике; в СССР — по всей территории.
- Глазков от 0+0 до 4+4. Апик. везикула на 4-м чл. ус. отс. **Pseudanurophorus** Stach, 1922
- Типовой вид:** *Pseudanurophorus boernerii* Stach, 1922
Покровы гладкие или очень тонко гранулированы. Сенс. хетотаксия редуцирована. Эмподий присутствует. Головчатые тибиотарз. волоски отс. VI сегм. бр. иногда скрыт частично под V, иногда несет терминальную папиллу (рис. 59, 3).
Распространение: голарктический род; единичные отметки в Ю. Америке; в СССР — по всей территории.
25. Прыг. вилка в виде двух гранулированных бугорков. Зацепка отс. Глаза отс. (рис. 64, 12) **Coloburella**, подрод **Paranurophorus** Denis, 1929
- Типовой вид:** *Paranurophorus simplex* Denis, 1929
Гомохетность. Сенс. хетотаксия обильна, VI сегм. бр. б. м. скрыт под V. Покровы сильно гранулированы.
Распространение: Ю. Китай, С. Америка (Калифорния), Европа (жилище человека).
- Прыг. вилка не редуцирована, редко денс. укорочен, мукро отс. или слит с денс. Зацепка имеется. Глаза имеются или отс. 26
26. Прыг. вилка укорочена. Мукро, если присутствует, слит с денс, без зубцов, крючко-видный. Денс в виде короткого утолщенного цилиндра. Манубрий вентрально без хет. Задний конец тела закруглен (рис. 64, 1, 2, 7) 27
- Прыг. вилка различной длины. Мукро отделен от денс; если слит, то двузубчатый. Манубрий вентрально с хетами, реже без хет. (У некоторых видов рода *Folsomides* мукро отс., но тогда конец тела вытянут назад и вниз (рис. 25, 9) 28
27. Покровы сильно гранулированы подрод **Coloburella** s. str. Latzel, 1918
- Син.: *Boernerella* Denis, 1925; *Astephanus* Denis, 1926
Типовой вид: *Coloburella reticulata* Latzel, 1918
Гомохетность. Сенс. хетотаксия обильна. От 6+6 до 8+8 глазков. Тибиотарз. головчатые волоски имеются или отс. VI сегм. бр. б. м. скрыт под V.
Распространение: С. Америка, Ю. Европа, С. Вьетнам.
- Покровы б. м. гладкие, иногда мозаичные **Stachanorema** Wray, 1957

- Типовой вид:** *Stachanorema arnaudi* Wray, 1957
2+2 или 8+8 глазков. Сходен с *Anurophorus*. Тибиотарз. головчатые волоски отс. Распространение: С. Америка (Калифорния, Вашингтон).
28. ПАО и глаза отс. 4-й чл. ус. несет несколько утолщенных сенсилл (рис. 67, 1) **Isotomiella** Bagnall, 1939
- Типовой вид:** *Isotoma minor* Schäffer, 1896
Покровы гладкие. Четкая гетерохетность. Макрохеты почти всегда зазубренные. Сенс. хетотаксия очень сильно редуцирована (рис. 57, 6). Тибиотарз. головчатых волосков нет. Прыг. вилка достигает в согнутом состоянии вентр. трубки, реже короче. Манубрий вентрально с несколькими парами хет (до 10+10 хет). Денс тонкий, с дорс. кольчатостью. Мукро 3- или 2-зубчатый. V сегм. бр. слит с VI.
Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.
- ПАО есть, если отс., то глаза имеются. Сильно утолщенные сенсиллы на 4 чл. ус. отс., редко имеются. 29
29. Голова шире, чем II сегм. гр. (в дорсовентральном положении). Усики тонкие, слегка изогнуты внутрь (рис. 26, 3), короче головы. Мандибулы асимметричны, молярная пластинка модифицирована (рис. 61, 5) **Metisotoma** Maynard, 1951
- Син.: *Cephalotoma* Bagnall, 1949 non Lesne, 1911
Типовой вид: *Metisotoma spiniseta* Maynard, 1951
Сильная гетерохетность. Сублоб. волоски наружной лопасти максиллы отс. Лабральные хеты смещены на край верхней губы. 8+8 глазков, ПАО мелкий, скрыт в складке. Молярная пластинка преобразована в мощные зубцы для укрепления мандибул друг в друге. Максилла особой формы с крупной ламеллой, несущей очень большое число мелких зубчиков (рис. 61, 14). Прыг. вилка достигает середины II сегм. бр. Манубрий вентрально несет около десяти хет. V сегм. бр. отделен от VI. Денс вентрально кольчатый, стройный.
Распространение: Голарктика (искл. Европу), в СССР — Сибирь (обычно сев. и горные районы).
- Голова уже, чем II сегм. гр. Усики длиннее или короче диагонали головы, б. м. прямые, мандибулы симметричны, молярная пластинка обычная (рис. 61, 4) 30
30. VI сегм. бр. значительно длиннее V, который несет лишь один ряд хет на дорс. поверхности (рис. 59, 8) **Secotomodes** Potapov, 1988
- Типовой вид:** *Secotomodes sibiricus* Potapov, 1988
Кутикула гладкая. Сенс. хетотаксия редуцирована. Слабая гетерохетность. ПАО — крупный овал. 2 ламеллы головки максиллы гипертрофированы (рис. 61, 15). Тибиотарз. головчатые волоски отс. Прыг. вилка достигает II сегм. бр. Манубрий без вентр., но с 3—5 латер. хетами. Денс не кольчатый, мукро с мощной хетой и боковым шипом (рис. 65, 1, 2).
Распространение: СССР (С. Кавказ, З. Алтай).
- Конец бр. иного строения, V сегм. бр. обычно с несколькими рядами хет 31
31. V и VI сегм. бр. сильно отличаются от др. сегм. по хетотаксии. Часто оба сегм., реже только VI, несут крепкие и прямые макрохеты, иногда шиповидные хеты, мало обычных хет. Глаза отс. (рис. 59, 6) **Isotomodes** Linnaniemi, 1907
- Типовой вид:** *Isotoma producta* Axelson, 1906
Покровы гладкие. Тело сильно вытянуто. Внутр. сенсиллы АО полностью прикрыты складкой. Манубрий вентрально без хет. Денс не кольчатый, относительно короткий, вентрально с 1—5 хетами, реже большим числом хет. Мукро отделен от денс, 2-зубчатый (рис. 62, 3, 4). Анус расположен вентрально.
Распространение: космополитный род; в СССР — обычен в степных районах, но отмечен вплоть до Карелии.
- V и VI сегм. бр. по хетотаксии аналогичны другим сегм. Если макрохеты хорошо выражены, то обычных хет много. Глаза имеются или отс. 32
32. Вентрально на манубрии меньше 6, редко 9 хет (рис. 63, 1—10)¹ 33
- ¹ Исключая *Appendisotoma abiskoensis*, имеющего более 12 хет на вентр. поверхности манубрия (рис. 63, 11).

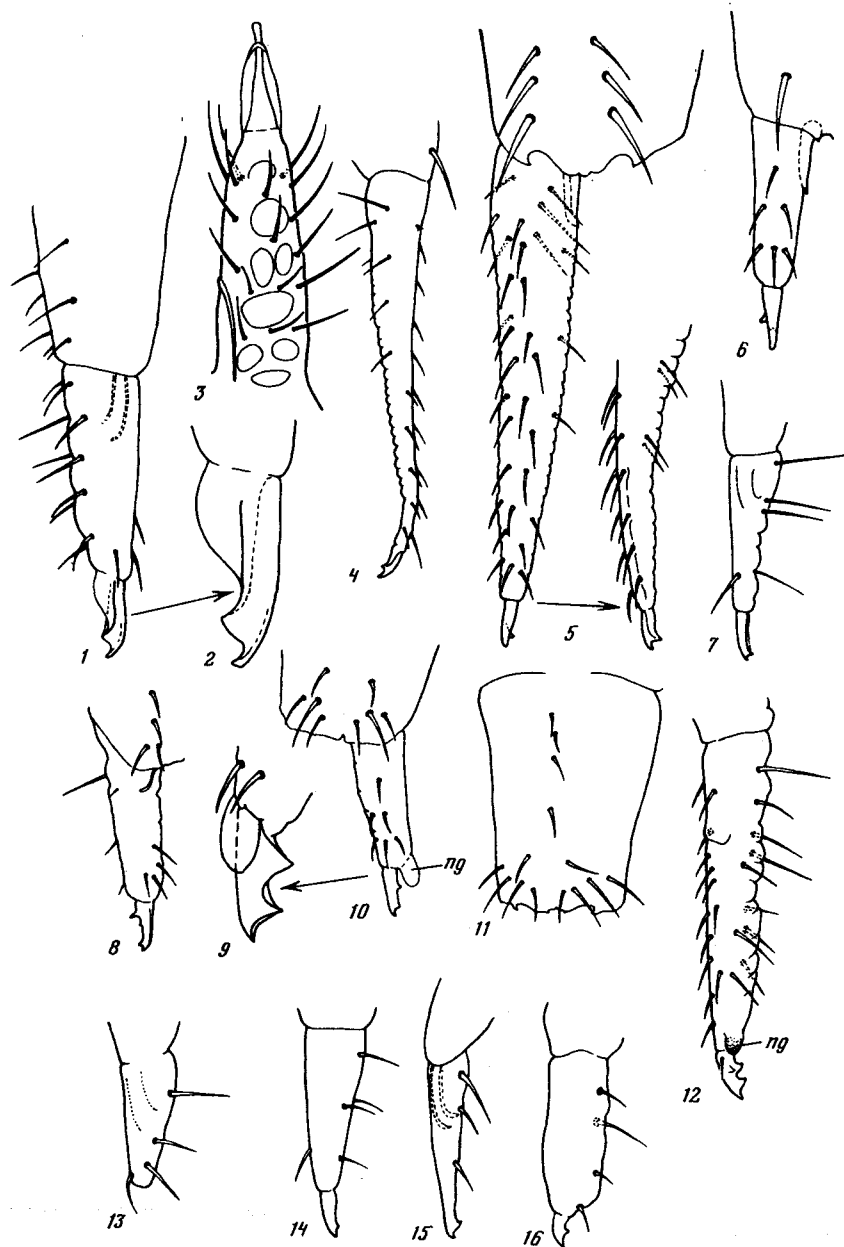


Рис. 63. Сем. Isotomidae. Прыг. вилки и их детали (по Даллаи и Гизину, Дунгеру, Мартыновой, Стаху, Стебаевой, Фьелльбергу, Эллису)

1—2 — *Clavisotoma tuberculata*; 3 — *C. filifera* (дорс. сторона); 4 — *Cryptopygus orientalis*; 5 — *Proisotoma tenella*; 6 — *P. minima*; 7 — *P. tenuis*; 8 — *Appendisotoma asiatica*; 9, 10 — *A. sibirica*; 11, 12 — *A. abiskoensis*; 13 — *Folsomides* sp.; 14 — *F. pusillus*; 15 — *F. parvulus* (= *F. parvus*); 16 — *F. asiaticus*. nd — придаток денс. 11 — манубрий вентрально; 12 — денс и мукро сбоку

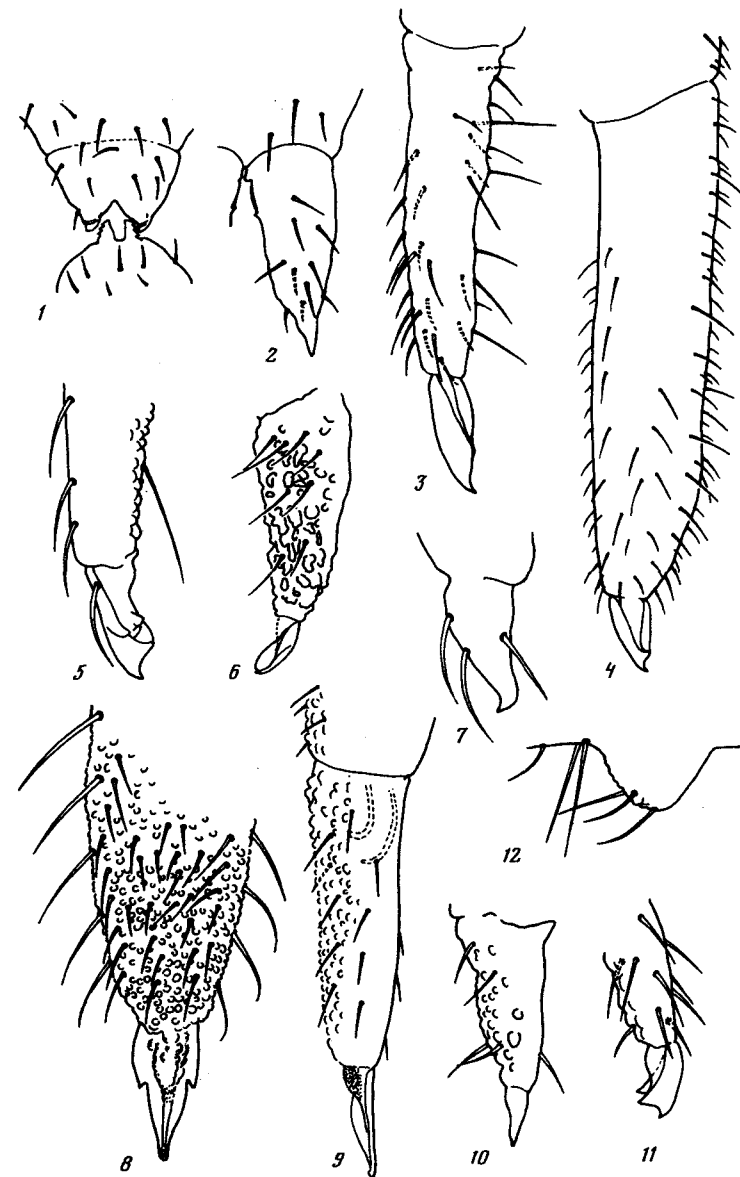


Рис. 64. Сем. Isotomidae. Прыг. вилки и их детали (по Мартыновой, Городкову и Челнокову, Гринбергу, Кассаньо и Деламаар Дебуттвиллю, Русеку, Йосии, Христиансену и Беллинджеру, Стаху)

1 — *Coloburella zangherii*; 2 — *C. linnaniemi*; 3 — *Ballistura wrangeliensis*; 4 — *B. schotti*; 5 — *Granisotoma communis* (дист. часть); 6 — *Bonetrura boneti*; 7 — *Stachanorema contra*; 8 — *Pachyotoma crassicauda* (дист. часть); 9 — *P. caucasica*; 10 — *P. japonica* (= *Coloburella japonica*); 11 — *Dimorphotoma muriphila* (дист. часть); 12 — *Paranurophorus simplex* (= *P. armatus*)

- Вентрально на манубрии 10 и более хет (рис. 66, 2, 3) 48
33. Покровы с заметной грануляцией. Денс цилиндрический, с дорс. стороны гранулирован (без кольчатости или бугорчатости). Мукро без хеты, часто с ламеллами (рис. 64, 8—10). 34
- Покровы без видимой грануляции. Дорс. поверхность денс м. б. гладкой, кольчатой, крупнобугорчатой (рис. 63). Если денс с мелкими бугорками, то мукро с хетой (рис. 64, 5) 35
34. Денс вентрально с хетами (рис. 64, 8—10) 34

Pachyotoma Bagnall, 1949 sensu Deharveng, 1977

Син.: *Ianstachia* Bagnall, 1949; *Louisotoma* Wray, 1958

Типовой вид: *Isotoma crassicauda* Tullberg, 1871

Гомохетность (рис. 57, 2). Сенс. хетотаксия обильна. 8+8 глазков. ПАО без перетяжки в середине. Зацепка со вздутием в основании. Манубрий вентрально без хет или с 1+1—2+2 хетами. Мукро почти всегда лодкообразный, часто с ламеллами, без зубцов или с нечеткими зубцами.

Распространение: голарктический род; в СССР — европейская часть, Кавказ, Саяны, сев. районы азиатской части.

- Денс вентрально без хет (рис. 64, 6)

Bonetrura Christiansen et Bellinger, 1980

Типовой вид: *Guthriella boneti* Yosii, 1962

8+8 глазков. ПАО — простой овал. Манубрий вентрально без хет.

Распространение: Мексика, С. Америка (З. Виргиния, Луизиана).

35. Вентр. хеты на манубрии отс. (рис. 63, 1, 7) 36
- 1+1 или больше вентр. хет на манубрии (рис. 63, 4—6) 43
36. Мукро своеобразного строения, часто с хетой, денс гладкий и цилиндрический (рис. 65, 3, 4) **Archisotoma** Linnaniemi, 1912

Типовой вид: *Isotoma besselsi* Packard, 1877

Кутикула гладкая, гомохетность. V и VI сегм. бр. частично слиты, с двумя парами гладких ботриотрихий (рис. 59, 9). Сублоб. пластинка редуцирована, при этом сублоб. волоски сильно сближены друг с другом и слиты у основания. Лабральные хеты смещены на край верхней губы (рис. 61, 3). Максилла сильно видоизменена, с крупными бахромчатыми ламеллами (рис. 61, 11). От 6+6 до 8+8 глазков. Тибиотарз. головчатые волоски отс., но часто есть шипообразный придаток с внутр. стороны. Прыг. вилка относительно длинная, обычно достигает II сегм. бр. Денс цилиндрический, относительно равномерно покрыт хетами. Литоральные виды.

Распространение: космополитный род; в СССР — побережья Балтийского моря и Северного Ледовитого океана.

- Мукро иной. Денс обычно кольчатый или бугорчатый 37
37. Без глаз и пигмента. Прыг. вилка очень короткая, V и VI сегм. бр. обычного строения (рис. 62, 10). **Isotomodella** Martynova, 1968

Типовой вид: *Isotomodella pusilla* Martynova, 1968

Сходен с *Pseudanurophorus*. Кутикула гладкая. Слабая гетерохетность, сенс. хетотаксия редуцирована. Тибиотарз. головчатые волоски отс. Прыг. вилка очень короткая. У единственного рода денс с 1 вентр. и 2 дорс. хетами. Мукро 2-зубчатый.

Распространение: Скандинавия; в СССР — горы Ср. Азии.

- Глаза имеются, если глазков 2+2 или меньше, то V и VI сегм. бр. своеобразно вытянуты назад (рис. 25, 9) или прыг. вилка нормально развита 38
38. VI сегм. бр. с группой длинных прямых хет, направленных назад (рис. 59, 1, 2) **Narynia** Martynova, 1968

Типовой вид: *Narynia setosa* Martynova, 1968

Гетерохетность. Сенс. хетотаксия редуцирована, сенсиллы тела утолщены. Коготок заметно изогнут (рис. 67, 13). 8+8 глазков. Прыг. вилка короткая, но с массивным 2-зубчатым мукро: отношение денс к мукро равно (1,1—2,2):1 (рис. 62, 1, 2). Денс вентрально с 1—3, дорсально с 3—6 хетами.

Распространение: СССР (Памир, Тянь-Шань, Магаданская обл.).

- VI сегм. бр. без группы подобных хет 39

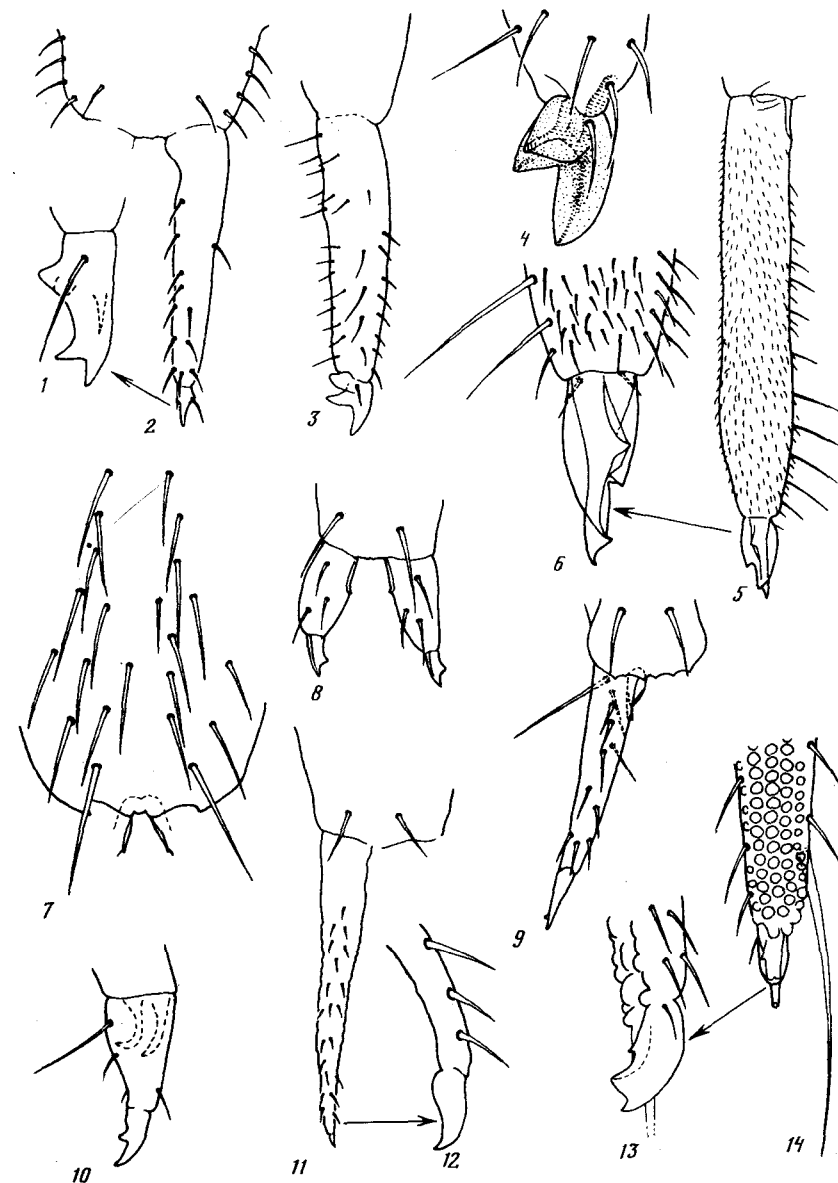


Рис. 65. Сем. Isotomidae. Прыг. вилки и их детали (по Йосии, Мартыновой, Потапову, Стаху, Стренке, Фьелльбергу)

1, 2 — *Secotomodes sibiricus*; 3 — *Archisotoma cf. interstitialis*; 4 — *A. besselsi* (мукро); 5—6 — *Hydroisotoma schaefferi*; 7 — *Folsomia candida* (манубрий вентр.); 8 — *F. brevidens*; 9 — *F. quadrioculata*; 10 — *Pseudofolsomia acanthella*; 11, 12 — *Folsomia onychiurina* (вентрально); 13, 14 — *Agrenia bidenticulata* (14 — дист. часть денс дорсально)

39. Денс вентрально несет не более 1 хеты, дорсально от 1 до 5. Мукро часто слит с денс (рис. 63, 13—16) 40
- С бoльшим числом хет на денс. Если хет столько же, то дорс. сторона денс со складками или буграми. Мукро не слит с денс (рис. 63, 1, 7; 64, 3). 41
40. От 1+1 до 2+2 глазков **Folsomides** s. str. Stach, 1922 sensu Massoud et Rapoport, 1968

Типовой вид: *Folsomides parvulus* Stach, 1922
Тело сильно вытянуто. Гетерохетность. ПАО длинный и узкий. V и VI сегм. бр. своеобразно вытянуты назад (рис. 25, 9). Мукро слит с денс, 2-зубчатый (рис. 63, 15).

Распространение: космополитный подвид; в СССР — по всей территории, за исключением сев. районов.

— От 4+4 до 8+8 глазков

Folsomides, подвид *Subisotoma* Stach, 1947

Син.: *Varisotoma* Salmon, 1964

Типовой вид: *Isotoma pusilla* Schäffer, 1900

Гетерохетность. ПАО узкий. Мукро слит с денс, иногда отделен, редко отс. (рис. 63, 13, 14, 16). V и VI сегм. бр. вытянуты назад и наклонены вниз.

Распространение: космополитный подвид; в СССР — по всей территории, за исключением сев. районов.

41. Денс отн. равномерно покрыт хетами с вентр. и дорс. сторон. Дорс. поверхность денс гладкая (рис. 64, 3, 4) **Ballistura** Börner, 1906

Типовой вид: *Isotoma schötti* Dalla Torre, 1895

Гетерохетность очень слабая. 8+8 глазков. Сенс. хетотаксия редуцирована. Мукро с ламеллами, лодкообразный. Коготок часто удлиннен (рис. 67, 11).

Распространение: космополитный вид; в СССР — центр. районы европейской части, о-в Врангеля.

— Вентр. сторона денс с небольшим числом хет в дист. части. Дорс. поверхность со слабой кольчатостью или четкой бугорчатостью (рис. 63, 1, 7) 42

42. Мукро с ламеллами. Денс дорсально с крупными, б. м. четкими буграми, каждый из которых занимает лишь часть ширины дорс. поверхности (рис. 63, 1—3)

Proisotoma, подвид *Clavisotoma* Ellis, 1970 non Palissa, 1964

Типовой вид: *Proisotoma tuberculata* Stach, 1947

Гетерохетность слабая. Сенс. хетотаксия редуцирована. От 5+5 до 8+8 глазков. Часто имеются: головчатые волоски на тибготразусе, апик. филамент у эмподия, внутр. зубец на коготке. Денс толстый и часто короткий, на вентр. поверхности с несколькими хетами в дист. части, дорсально с 5—20 хетами. Мукро 2-зубчатый, мощный, с крупными ламеллами.

Распространение: космополитный подвид; в СССР — 3. Украина, Московская обл., С. Кавказ.

— Мукро без ламелл. Денс дорсально кольчатый или с нечеткими поперечными складками, реже гладкий подвид **Proisotoma** s. str.
(часть видов, диагноз см. ниже)

43. ПАО с краем, подразделенным на 4 части (рис. 61, 16). V и VI сегм. бр. несут очень своеобразные мечевидные хеты (рис. 59, 5) **Micrisotoma** Bellinger, 1952

Типовой вид: *Micrisotoma achromata* Bellinger, 1952

V и VI сегм. бр. несут зубчатые макрохеты и мечевидные хеты. У единств. вида рода манубрий с 2+2 вентр. хетами, денс стройный, равномерно суживающийся, кольчатый, мукро 2-зубчатый. Распространение: Япония, С. Америка; СССР (Ю. Приморье).

— ПАО с простым краем. V и VI сегм. бр. с обычной хетотаксией 44

44. Мукро с латер. хетой и ламеллами (рис. 64, 5)

Granisotoma Stach, 1947 sensu Bagnall, 1949

Син.: *Neosotoma* Bagnall, 1949

Типовой вид: *Proisotoma (Proisotoma) rainieri* Folsom, 1937.

8+8 глазков. Прыг. вилка достигает вентр. трубки. Денс в 1,5 раза больше манубрия, с многочисленными хетами и мелкими бугорками.

Распространение: С. Америка (Вашингтон).

— Мукро без хеты, ламеллы имеются или отс. 45

45. V и VI сегм. бр. отделены складкой или хотя бы б. м. четкой полосой без хет, ширина которой ясно больше, чем расстояние между хетами на этих сегм. (рис. 60, 1) **Proisotoma** s. str. Börner, 1901 (часть видов)

Син.: *Hemisotoma* Bagnall, 1949; *Cranisotoma* Bagnall, 1949; *Scutisotoma* Bagnall, 1949; *Folsomidiella* Bagnall, 1949

Типовой вид: *Isotoma minuta* Tullberg, 1871

Гетерогенный подвид. Сенс. хетотаксия редуцирована. От 8+8 до 5+5 глазков, очень редко меньше, до полного отс. Прыг. вилка обычно средней длины. Денс дорсально имеет кольчатость в

средней части, реже бугры, иногда длинный с многочисленными дорс. кольцами, реже короткий и гладкий (рис. 63, 5—7). Манубрий вентрально с одной или несколькими парами хет, редко без хет. Мукро с 2—3(5) зубцами.

Распространение: космополитный подвид; в СССР — по всей территории.

— V и VI сегм. бр. слиты (рис. 59, 4; 60, 2) 46

46. 3—5 зубцов на мукро. 8+8 глазков. Часто имеются шипы на 2 последних сегм. бр. и (или) мощный придаток в дист. части денс (рис. 63, 8—12).

Proisotoma, подвид **Appendisotoma** Stach, 1947 sensu Christiansen et

Bellinger, 1980

Син.: *Vesiculotoma* Bagnall, 1949; *Physurotoma* Bagnall, 1949; *Frisonia* Wray, 1952; *Cliforga* Wray, 1952.

Типовой вид: *Proisotoma (Proisotoma) vesiculata* Folsom, 1937

Макрохеты обычно крупные и утолщенные. Сенс. хетотаксия редуцирована. Манубрий вентрально с несколькими парами хет, реже с одной. Денс утолщен. Шипы на 2 последних сегм. бр. и латер. придаток в дист. части денс постоянны или являются следствием экоморфоза.

Распространение: голарктический подвид; в СССР — южн. районы европейской и азиатской частей.

— 2 зубца на мукро, если больше, то глазков меньше 8+8 (обычно от 0+0 до 3+3) 47

47. Вентрально на денс более 10 (редко 7) хет (рис. 63, 4), если меньше, то глаза имеются или мукро 3-зубчатый

Cryptopygus Willem, 1902 sensu Massoud et Rapoport, 1968

Син.: *Isotomina* Börner, 1903; *Proisotomodes* Bagnall, 1949; *Hemisotoma* Bagnall, 1949

Типовой вид: *Cryptopygus antarcticus* Willem, 1902

Гетерогенный род. Сенс. хетотаксия редуцирована. ПАО часто с перетяжкой. От 8+8 до 0+0 глазков. Выделяются 2 группы видов: первая (бывшие виды рода *Isotomina*, в основном С. полушарие) включает формы с тонким, длинным, кольчатым денс; вторая (собственно *Cryptopygus*, в основном Ю. полушарие) — с коротким некольчатым денс. Манубрий вентрально обычно только с 1 парой хет.

Распространение: космополитный вид; в СССР — по всей территории, за исключением сев. районов.

— Вентрально на денс меньше 6 хет, мукро с 2 зубцами (рис. 62, 5, 6). Глаза отс. **Dagamaea** Yosii, 1965

Типовой вид: *Dagamaea japonica* Yosii, 1965

Тело сильно вытянуто. Вентрально на манубрии несколько пар хет, денс вентрально с 1—5 хетами, дорсально с 2—3.

Распространение: Япония, Афганистан, С. Америка.

48. Денс цилиндрический, не суживается к дист. концу, равномерно покрыт хетами со всех сторон (рис. 65, 5) **Hydroisotoma** Stach, 1947

Син.: *Eosotoma* Bagnall, 1949; *Chisotoma* Bagnall, 1949

Типовой вид: *Isotoma schaefferi* Krausbauer, 1898

Гомохетность, сильная неохетность. Сенс. хетотаксия обильна. Сублоб. волоски на наружной лопасти максиллы отс. IV сегм. бр. несет пару гладких трихоботрий. Мукро очень крупный, с зубцами и ламеллами (рис. 65, 6). У единственного вида рода 8+8 глазков, V и VI сегм. бр. слиты, но между ними по бокам есть небольшие полосы без хет. У самок при эпитокии на каждой ан. лопасти имеются шиповидные хеты (рис. 58, 13).

Распространение: Голарктика (горные районы); в СССР — С. Кавказ.

— Денс четко суживается к дист. концу; если суживается слабо, то дорсально кольчатый или бугорчатый. Дорс. и вентр. стороны денс сильно отличаются по количеству и (или) толщине хет (рис. 66, 1) 49

49. На денс имеются шипы (рис. 66, 4) **Semicerura** Maynard, 1951

Типовой вид: *Semicerura bishopi* Maynard, 1951

Макрохеты мощные, односторонне зазубренные. 5+5 или 8+8 глазков. Тибготарз. головчатые волоски отс. Манубриальное утолщение с зубцами. Денс дорсально и часто с внутр. и латер. стороны с 2—4 рядами отстоящих друг от друга шипов.

Распространение: С. Америка; СССР (Ю. Приморье).

— Денс без шипов 50

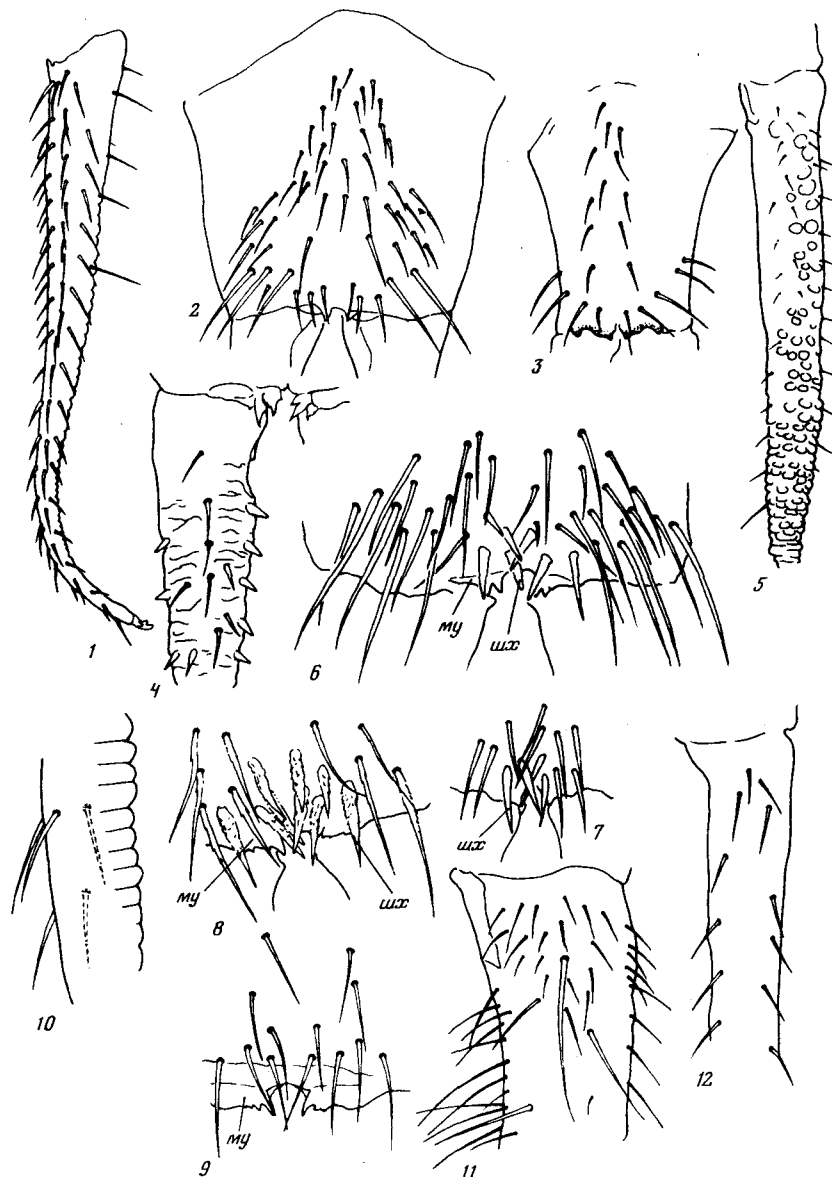


Рис. 66. Сем. Isotomidae. Прыг. вилки и их детали (по Йосии, Мартыновой, Русеку, Стаху, Фьелльбергу)

1 — денс и мукро *Isotoma notabilis*; 2, 3 — манубрий вентрально: 2 — *I. sensibilis*, 3 — *Vertagopus arcticus*; 4 — основание денс вентрально *Semicerura goryshini*; 5 — денс дорсально *Panchaetoma danilevskii* (= *Granisotoma*); 6—9 — дист. часть вентр. поверхности манубрия: 6 — *Isotoma anglicana*, 7 — *I. innominata*, 8 — *I. gorodkovi*, 9 — *Desoria zlotini*; 10 — средняя часть денс сбоку *I. fennica*; 11 — базальная часть денс дорсально *I. anglicana*; 12 — то же у *Desoria nivea* (= *D. albella*). шх — шиповидные хеты; му — манубриальное утолщение

ПРИЛОЖЕНИЕ ОПИСЬ ФОТОГРАФИЙ

1. АО. *Psyllaphorura martynovae* ($\times 450$)
2. АО. *Psyllaphorura martynovae* ($\times 3750$)
3. ПАО. *Psyllaphorura martynovae* ($\times 1500$)
4. ПАО. *Folsomia* cf. *pseudodiplophthalma* ($\times 1700$)
5. ПАО. *Anurida ellipsoides* ($\times 2500$)
6. ПАО. *Onychiurus* gr. *granulosus* ($\times 2000$)
7. Глазки. *Anurophorus* cf. *montanus* ($\times 670$)
8. Первичная грануляция покровов: подгональные гранулы. *Proisotoma beckeri* ($\times 16\,000$)
9. Первичная грануляция покровов: подгональные гранулы. *Tetracanthella* gr. *arctica* ($\times 5000$)
10. Первичная грануляция покровов: четырехугольные гранулы. *Dimorphotoma muriphila* ($\times 8000$)
11. Первичная грануляция покровов *Symphyleona*. *Bourletiella hortensis* ($\times 10\,000$)
12. Вторичная грануляция покровов. *Neanura muscorum* ($\times 5000$)
13. Вторичная грануляция покровов и псевдоцель. *Psyllaphorura martynovae* ($\times 4375$)
14. Вторичная грануляция покровов и псевдоцель. *Onychiurus* gr. *granulosus* ($\times 4375$)
15. Вторичная грануляция покровов. *Anurida* sp. ($\times 4000$)
16. Третичная грануляция покровов. *Anurida ellipsoides* ($\times 1200$)
17. «Fovea». *Psyllaphorura martynovae* ($\times 280$)
18. «Fovea». *Psyllaphorura martynovae* ($\times 2800$)
19. Зазубренная хета. *Neanura* sp. ($\times 500$)
20. Модифицированные хеты в репродуктивный период. *Bourletiella radula*, самец ($\times 1000$)
21. Хеты и чешуйки. *Lepidocyrtus* cf. *violaceus* ($\times 2500$)
22. Коготок. *Dimorphotoma muriphila* ($\times 1500$)

1 См. вклейки. Условные обозначения: зп — защитные папиллы, ск — сенсорная колбочка, гл — глазок, лг — первичная гранула, вг — вторичная гранула, тг — третичная гранула, км — комиссуры, фв — «fovea», пц — псевдоцель, вк — восковой колпачок, чш — чешуйка, тр — трихоботрия, хт — хета.

Фото 1

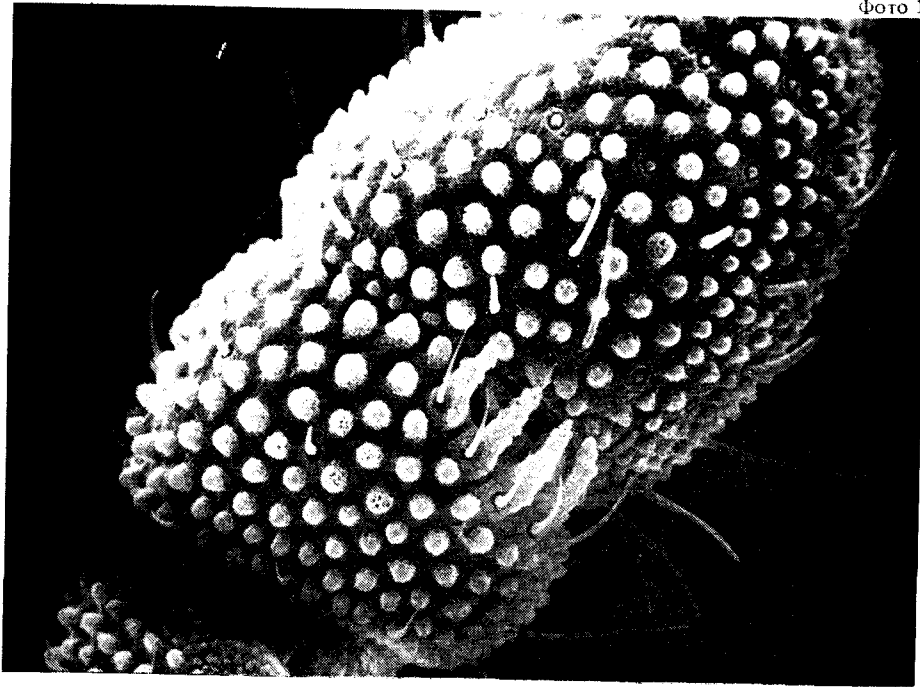


Фото 2

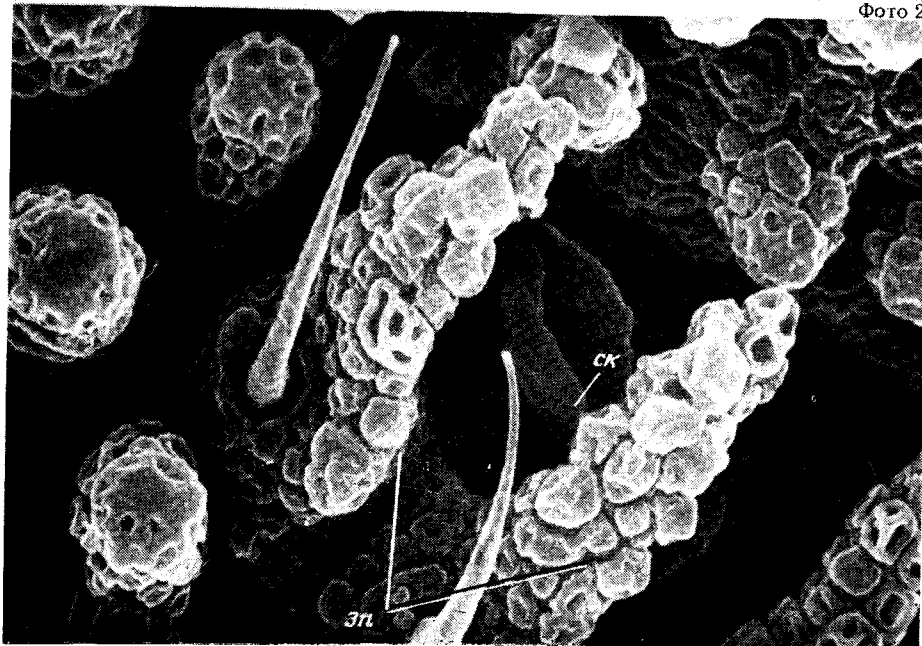


Фото 3

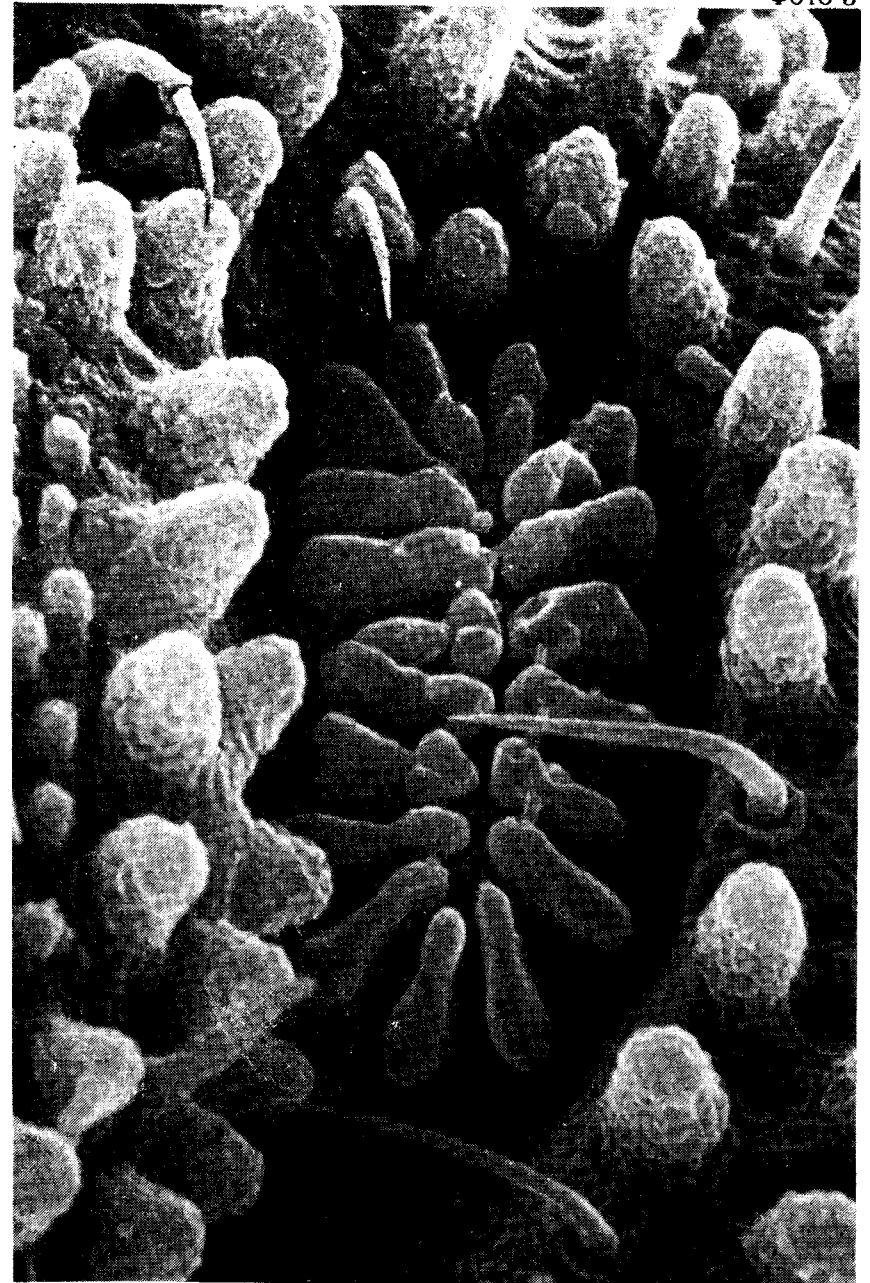
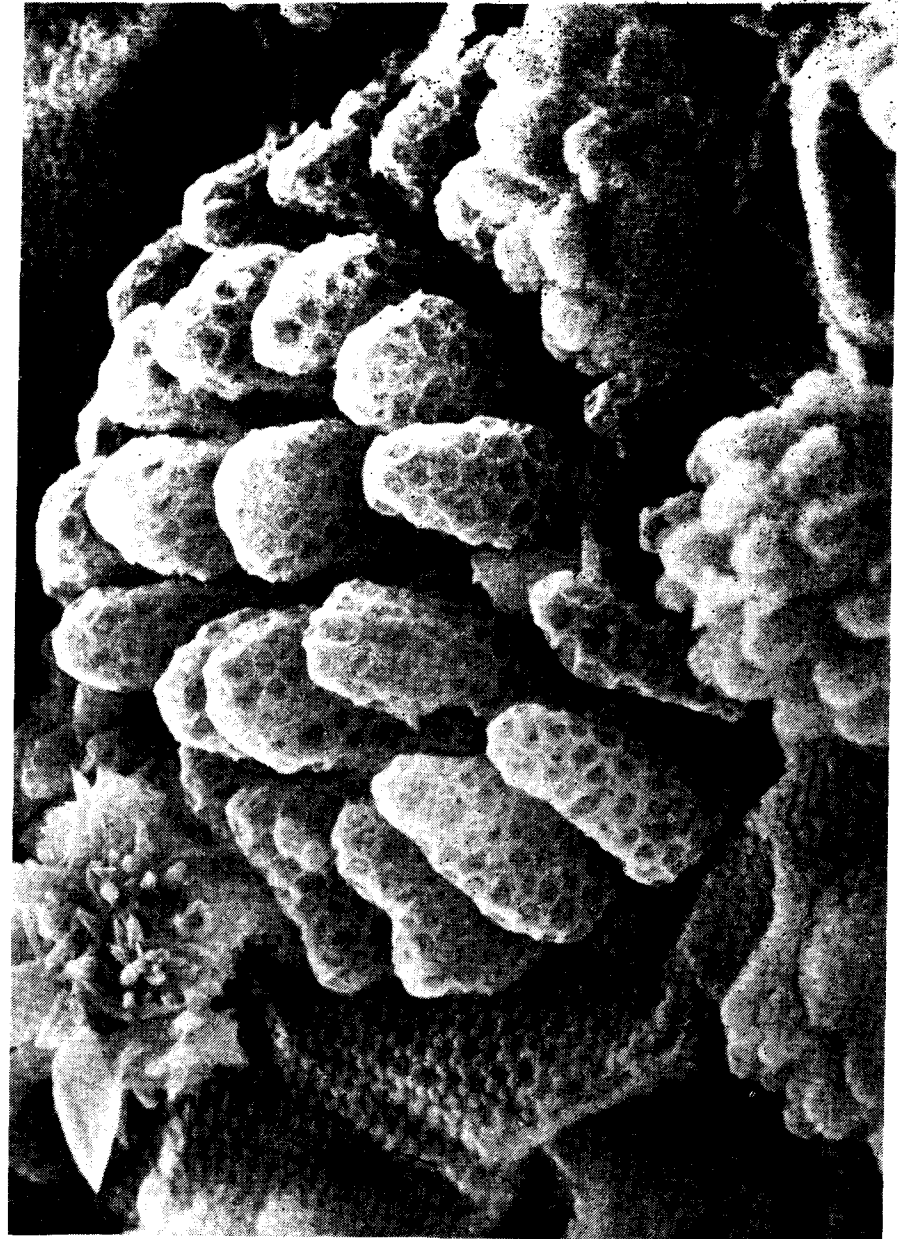


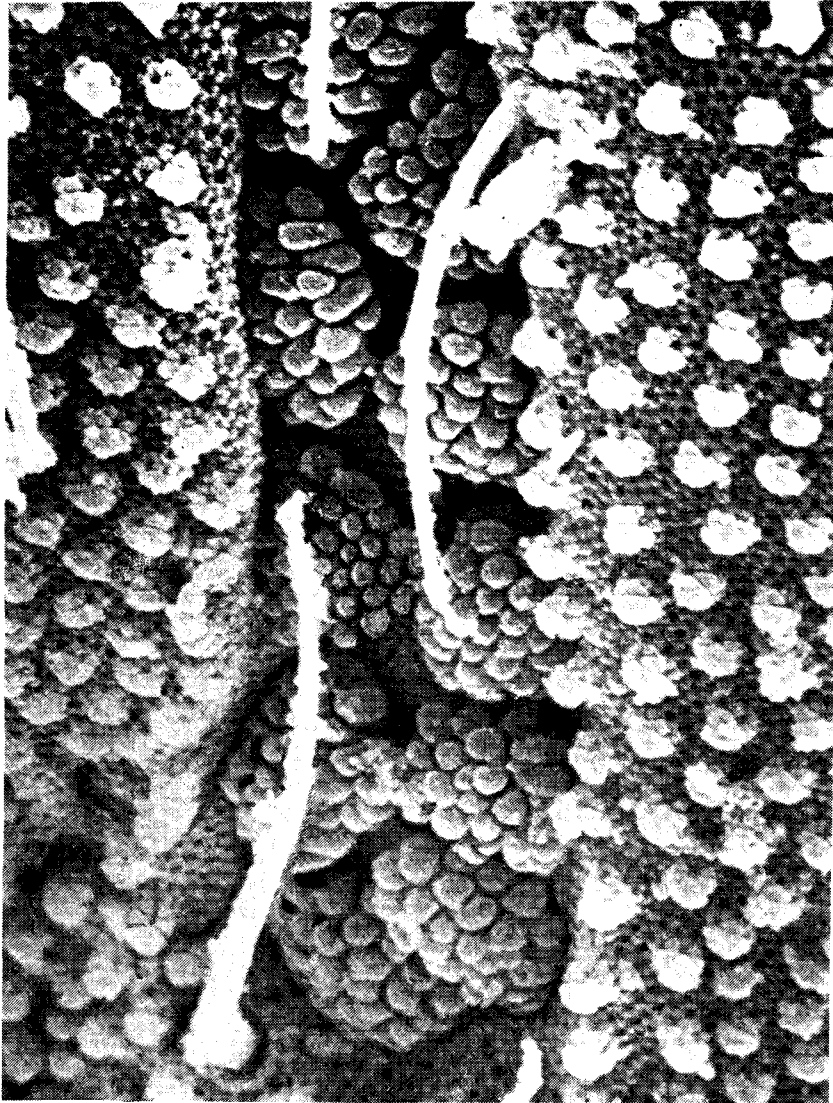
Фото 4



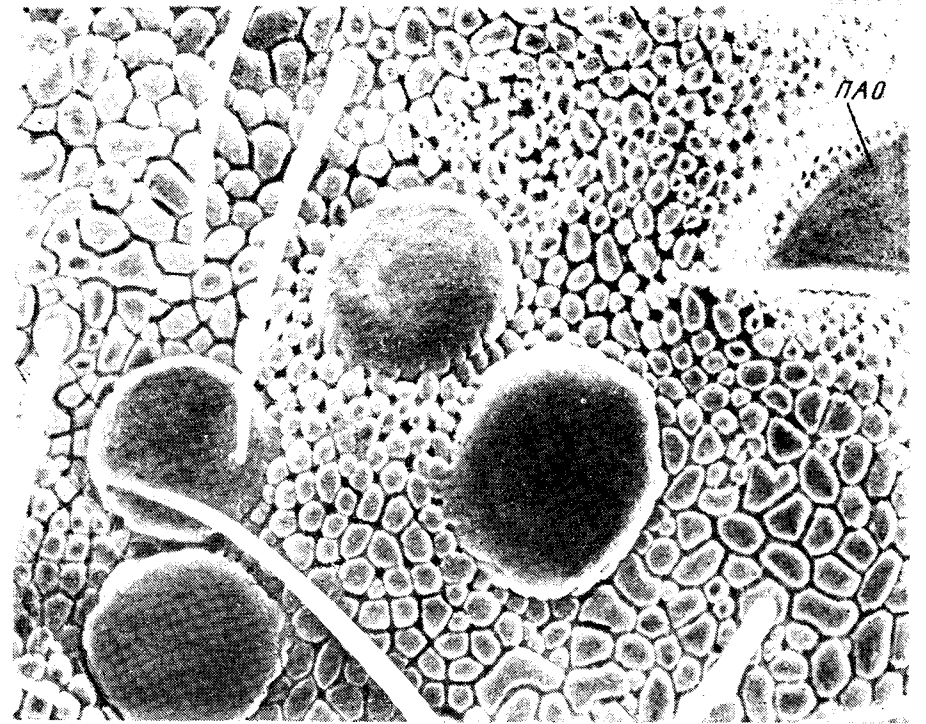
Фото 5



Φoto 6



Φoto 7



Φoto 8

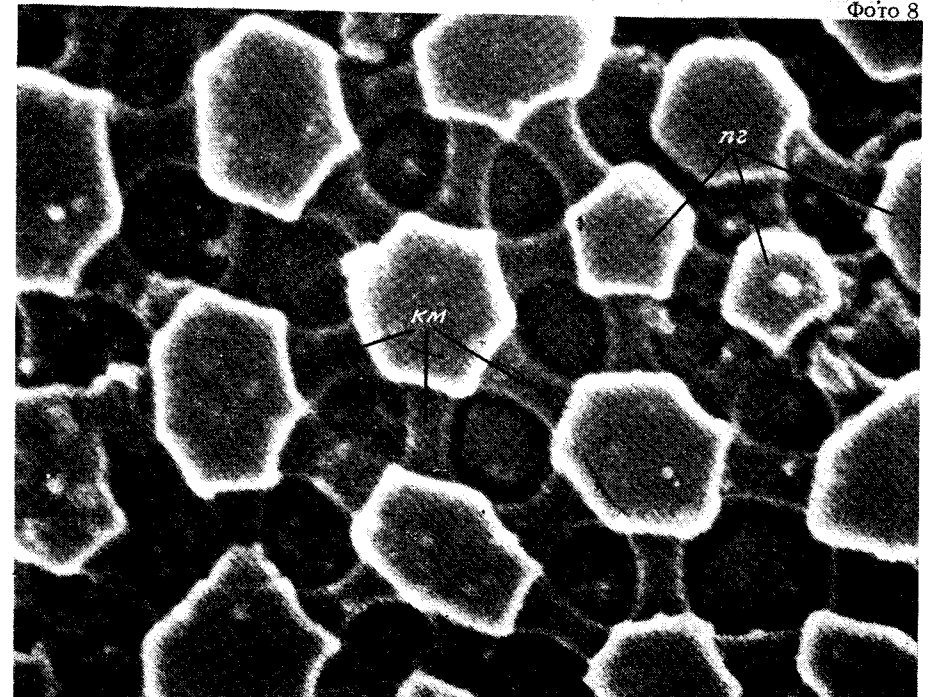


Фото 9

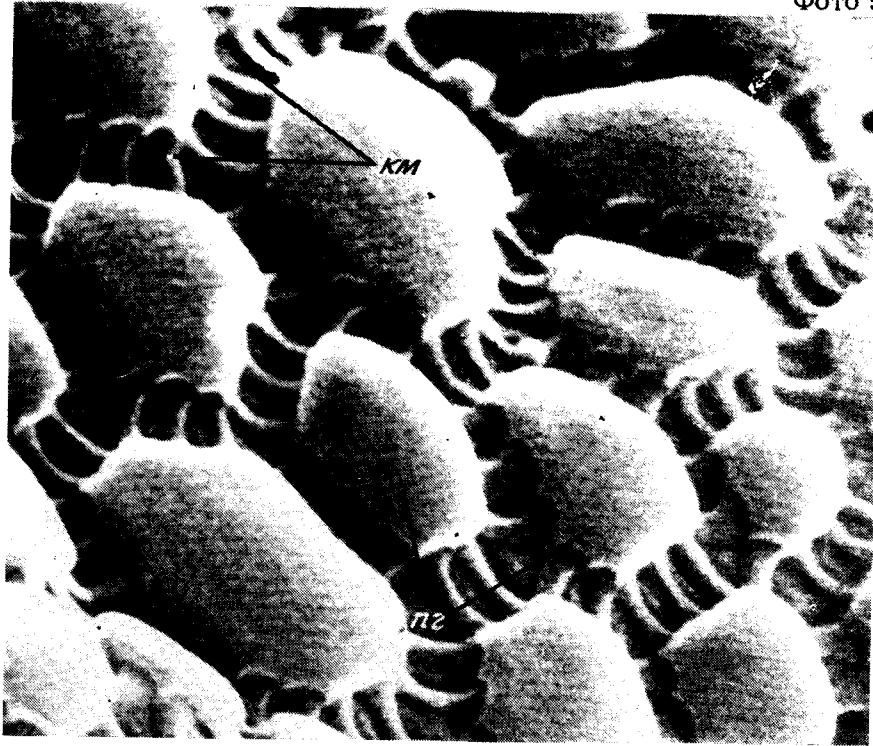


Фото 10

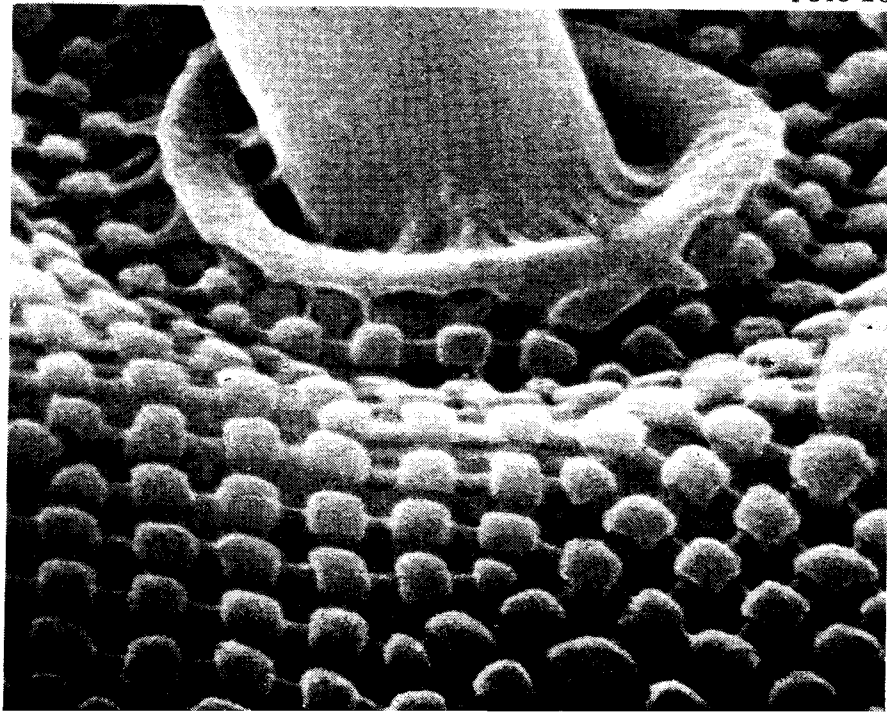


Фото 11

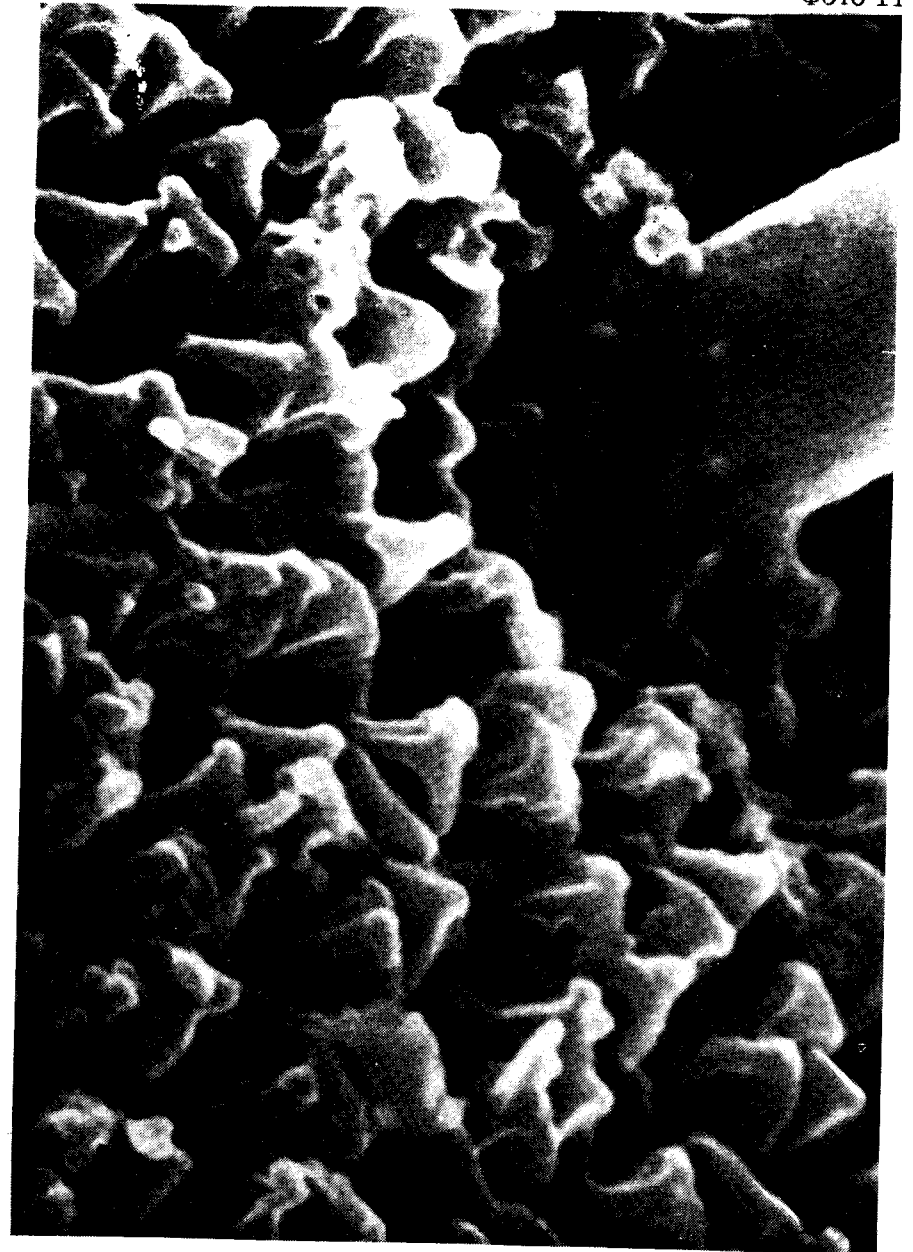


Фото 12

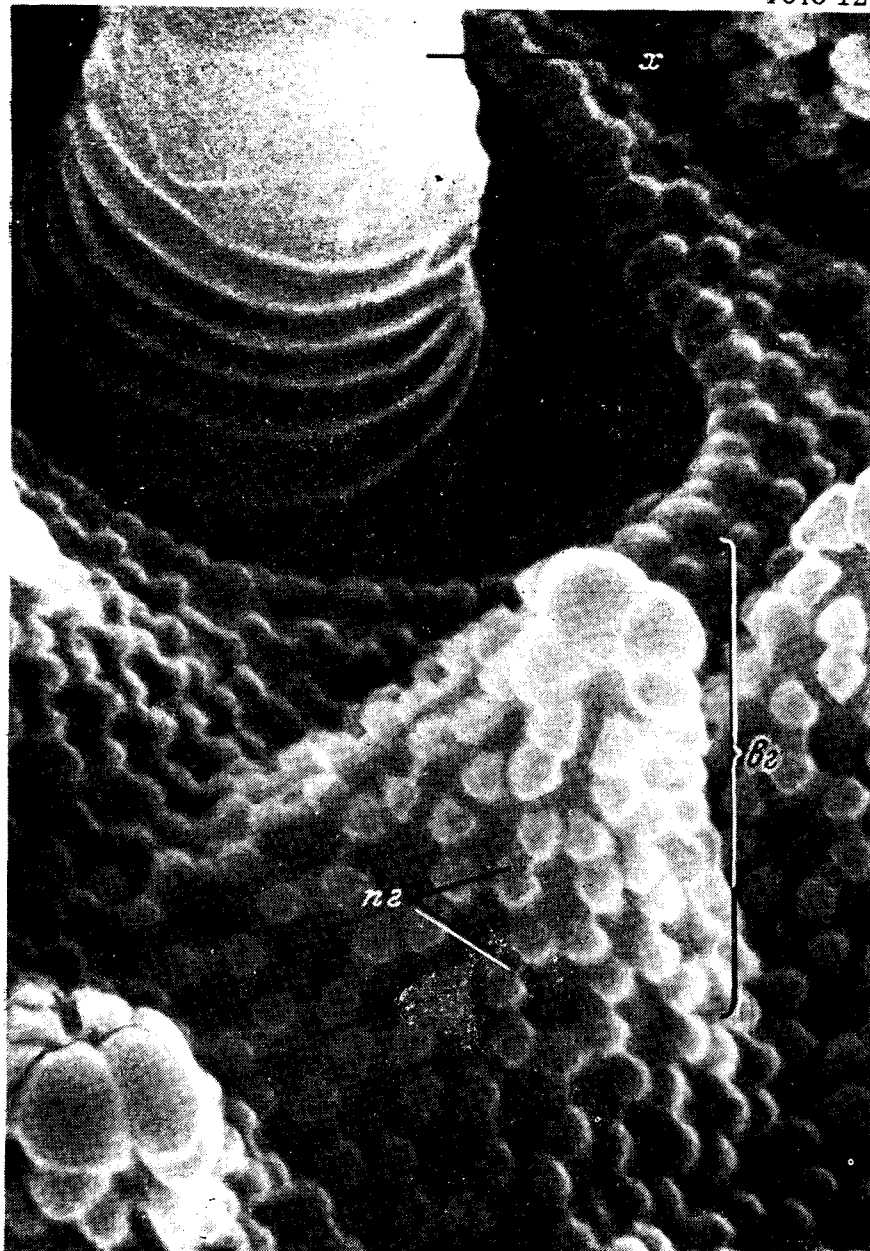


Фото 13

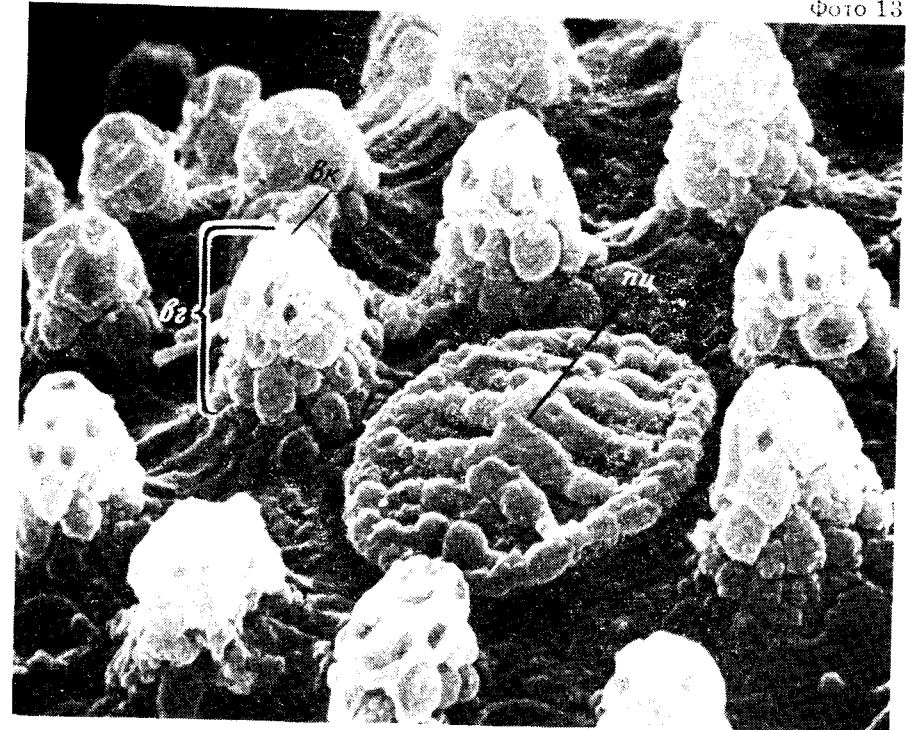


Фото 14

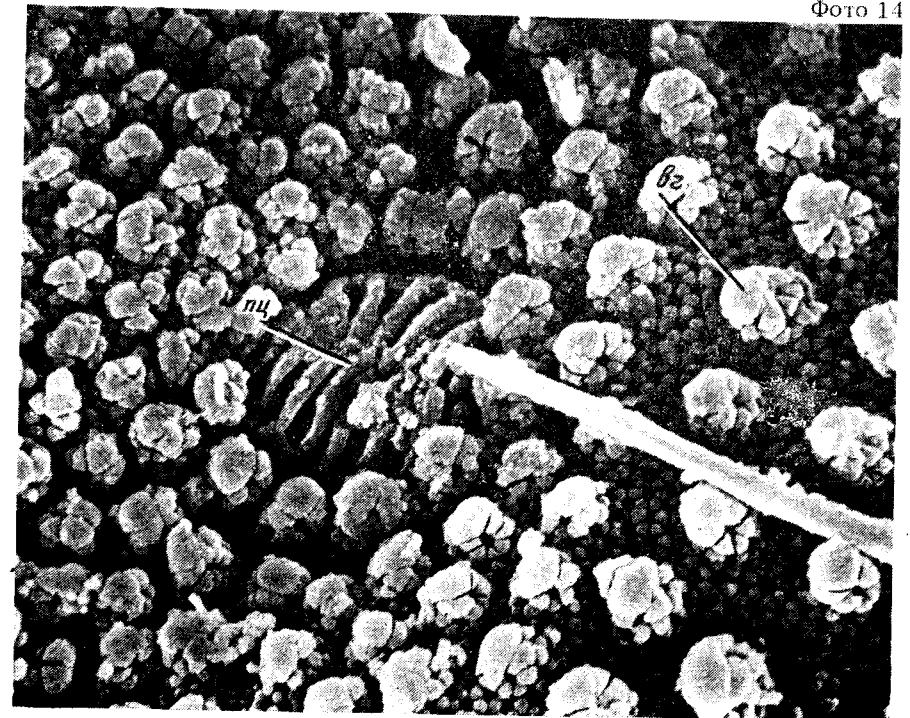


Фото 15

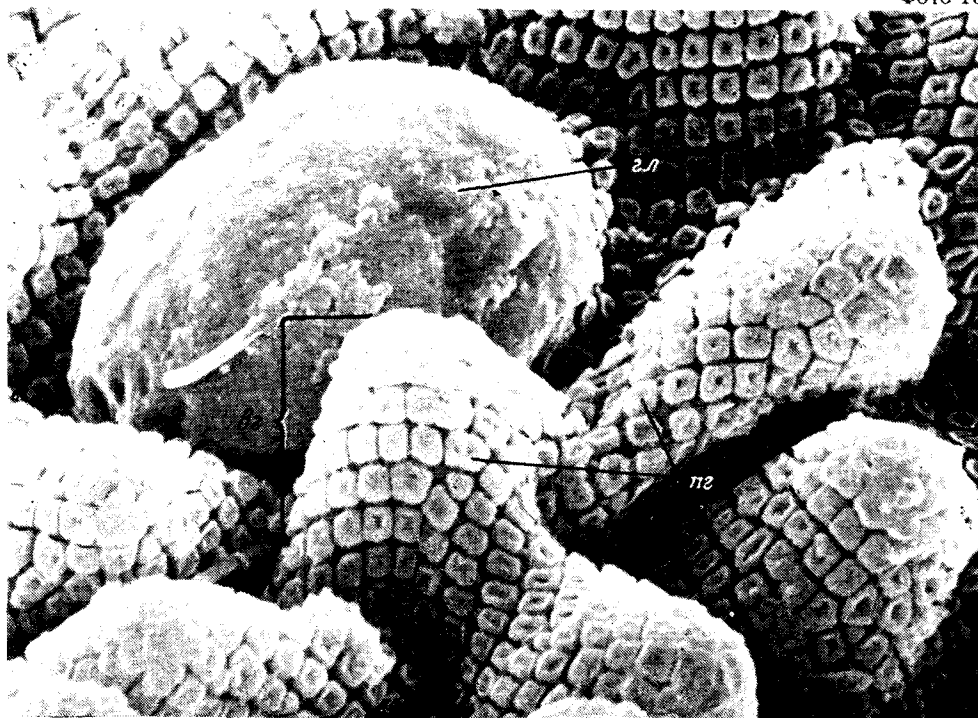


Фото 17

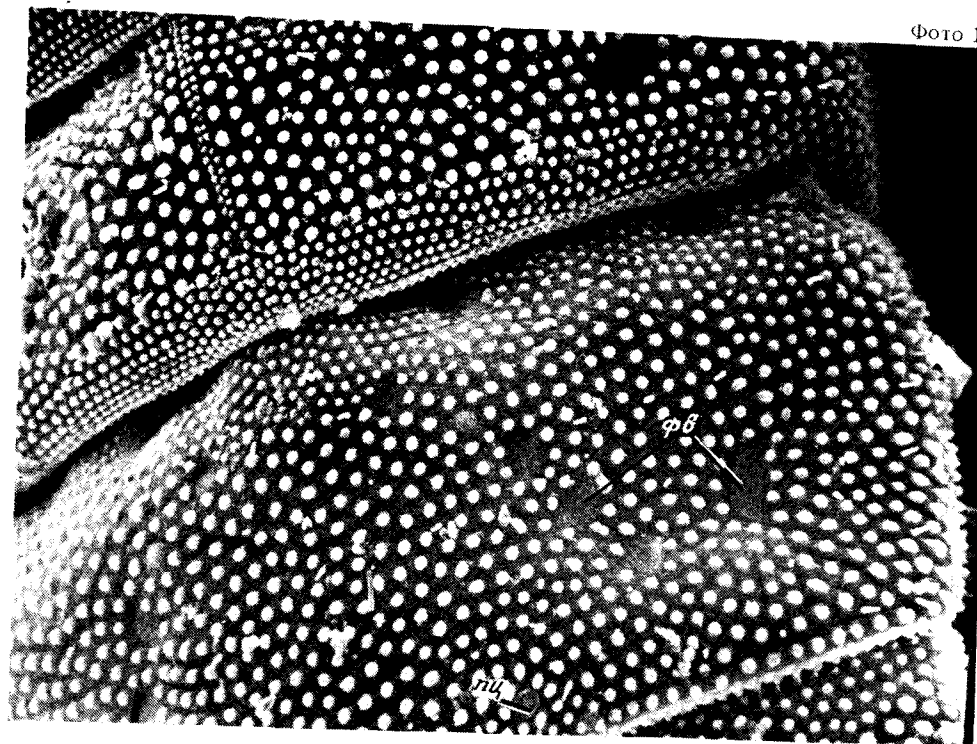


Фото 16

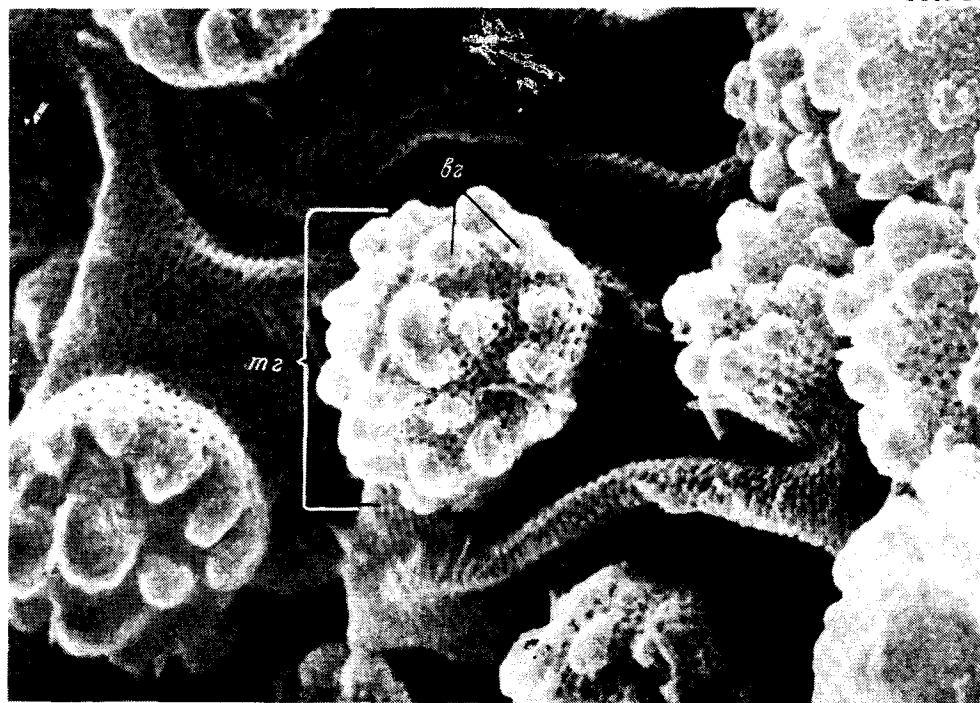


Фото 18

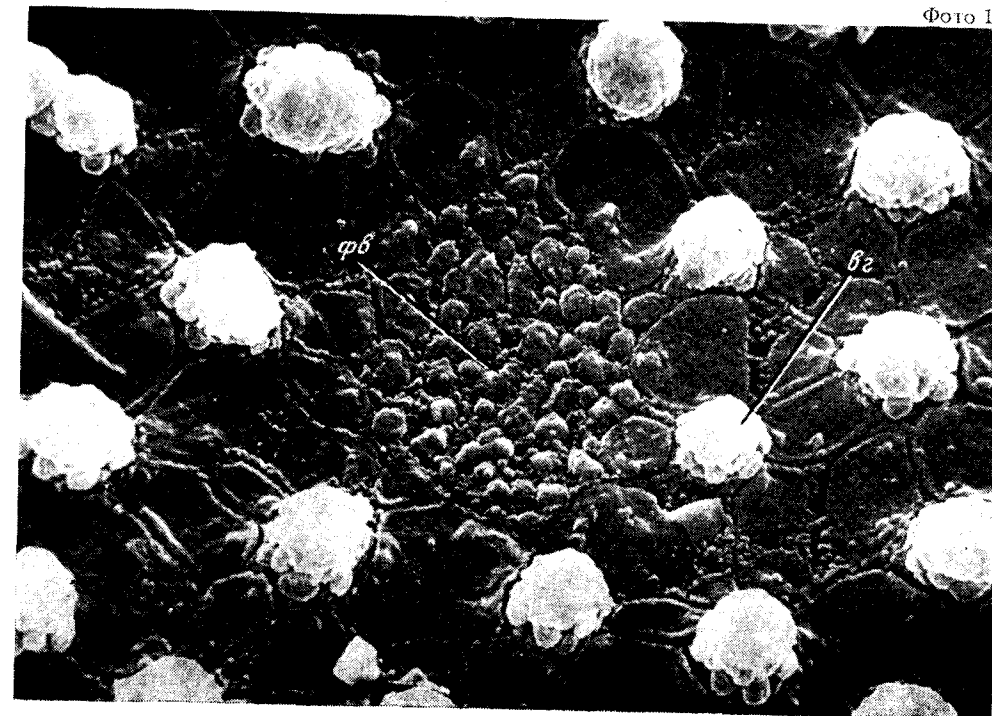


Фото 19



Фото 20

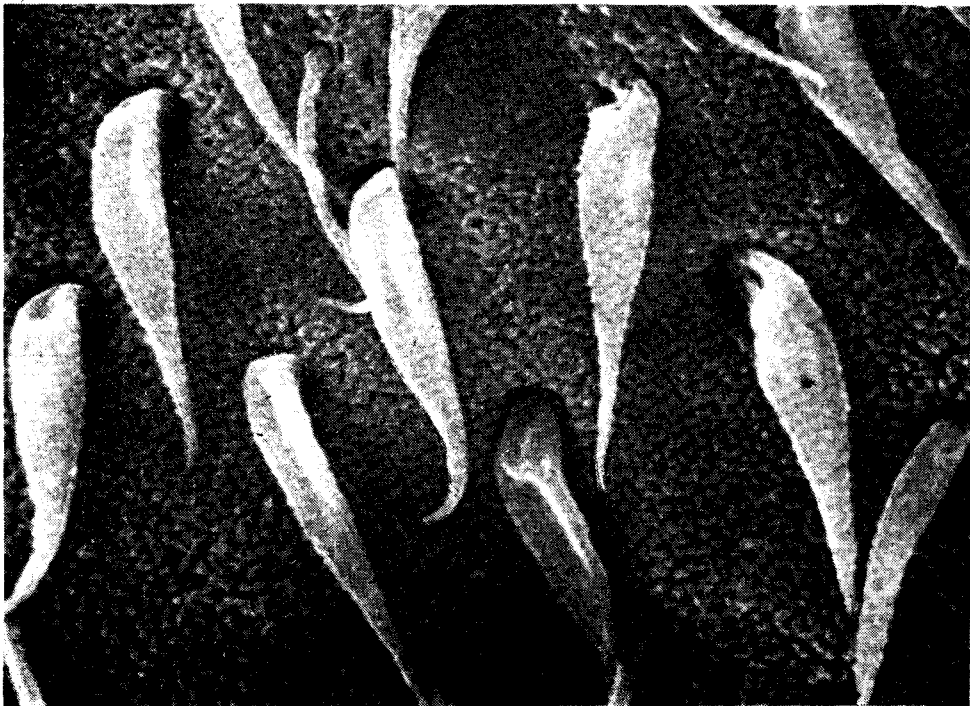


Фото 21



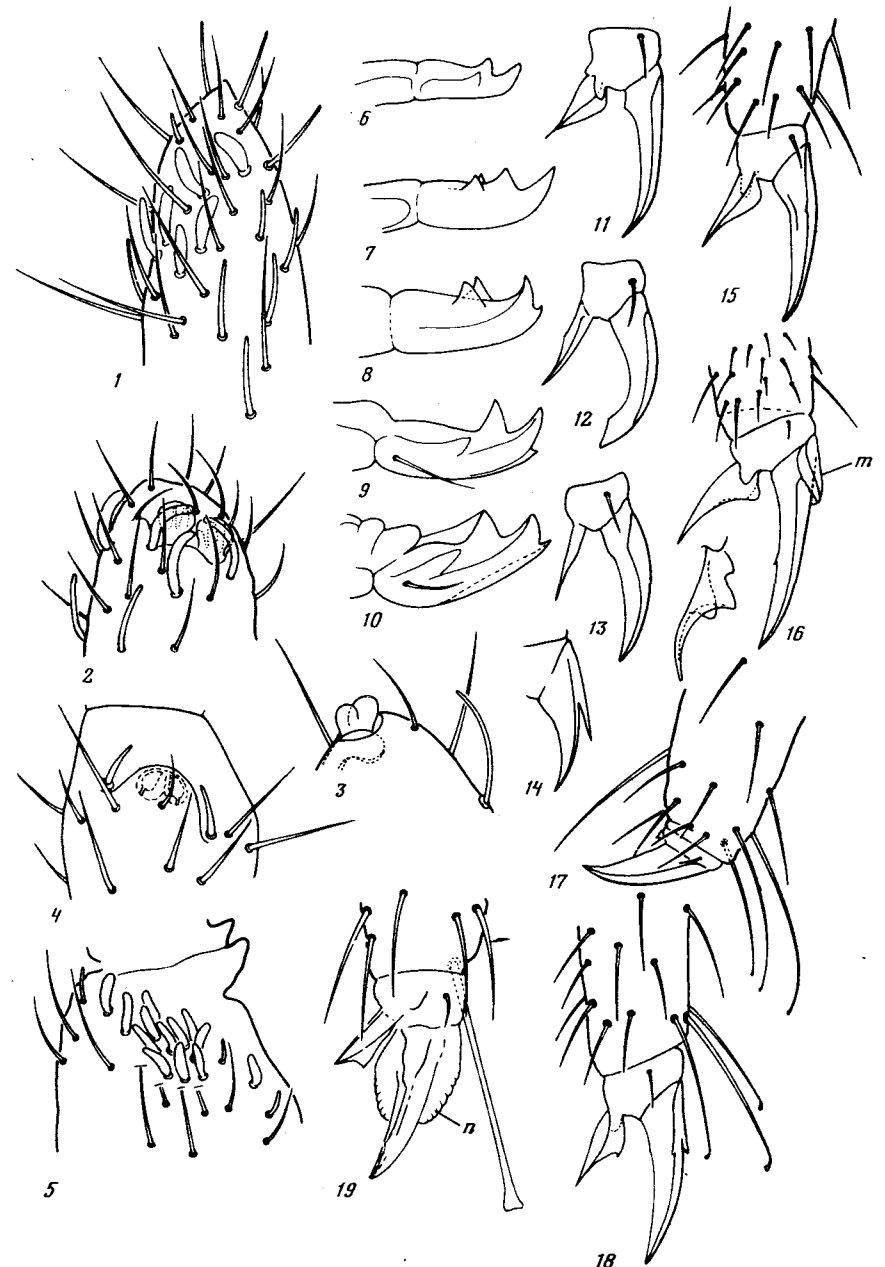


Рис. 67. Сем. Isotomidae. Детали строения конечностей (по Денису, Йосии, Мартыновой, Стаху, Стренке, Фьелльбергу)

1—3 — апик. часть 4-го чл. ус: 1 — *Isotomiella minor*, 2 — *Folsomina onychiurina*, 3 — *Anurophorus laricis*; 4, 5 — АО: 4 — *Isotomodes productus*, 5 — *Axelsonia littoralis*; 6—10 — мукро: 6—8 — *Isotoma*, 9, 10 — *Isotomurus*; 11—13 — короток и эмподий: 11 — *Ballistura wrangeliensis*, 12 — *Cheirostoma spatulata*, 13 — *Narynia andreevae*; 14 — короток *A. littoralis*; 15—19 — дист. часть ноги: 15 — *Desoria fennica*, 16 — *Agronia bidenticulata*, 17 — *Anurophorus laricis*, 18 — *Pseudisotoma sensibilis*, 19 — *Pteronychella pelpulchra*. т — туника; п — псевдонихия

50. II, III и IV сегм. бр. несут хотя бы по одной паре трихоботрий. 8+8 глазков (рис. 57, 1) 51
- Трихоботрий на теле нет. Иногда есть удлиненные сенс. хеты, но тогда глазков меньше 5+5 52
51. АО обычного строения. Трихоботрии тонко реснитчатые (рис. 57, 1) **Isotomurus** Börner, 1903
- Типовой вид:** *Podura palustris* Müller, 1776
- Иногда почти все хеты на теле, кроме хет конечностей, реснитчатые. Часто очень сильный неохетоз. Латер. зубцы коготка нормальные. Тибиотарз. головчатые волоски отс. Иногда на ногах имеются реснитчатые макрохеты. Мукро 4-зубчатый, реже 5-зубчатый, часто с ламеллами (рис. 67, 9, 10).
- Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.
- В АО более 10 утолщенных сенсилл (рис. 67, 5). Трихоботрии гладкие **Axelsonia** Börner, 1906
- Син.: *Moniezina* Denis, 1922
- Типовой вид:** *Axelsonia thalassophila* Börner, 1906
- Все хеты тела гладкие. ПАО отс. На коготке очень длинные латер. зубцы (рис. 67, 14). Мукро 5-зубчатый.
- Распространение: космополитный род.
52. Дорс. поверхность денс бугорчатая (рис. 66, 5; 65, 14) 53
- Денс дорсально кольчатый (рис. 66, 1, 10) 54
53. Денс субапикально с длинной и мощной хетой (рис. 65, 13, 14) **Agrenia** Börner, 1906
- Типовой вид:** *Isotoma bidenticulata* Tullberg, 1876
- Очень слабая гетерохетность. Сублоб. волоски на наружной лопасти максиллы отс. Головка максиллы обычной формы. 8+8 глазков. Коготок с туникой (рис. 67, 16), эмподий имеет заметный желоб по внутр. краю. Прыг. вилка достигает венстр. трубки. Денс дорсально с 3—4 рядами бугорков. Мукро иногда с хетой. V и VI сегм. бр. слиты, но всегда на границе видна узкая полоса без хет. При эпитокии у самцов изменяется грануляция кутикулы, форма отдельных хет, коготка и мукро.
- Распространение: голарктический род; в СССР — сев. и горные районы европейской и азиатской частей.
- Денс субапикально без мощной хеты **Panchaetoma** Bagnall, 1949
- Типовой вид:** *Isotoma communis* MacGillivray, 1896
- Четкая гетерохетность. 8+8 глазков. Коготок и эмподий обычного строения. Прыг. вилка достигает венстр. трубки. Мукро 4-зубчатый. У самок *P. danilevskyi* имеются шипообразные хеты вокруг ан. отверстия.
- Распространение: Япония, С. Америка; СССР (Гиссарский хр.).
54. Тибиотарз. головчатые волоски имеются (рис. 67, 18) 55
- Тибиотарз. головчатые волоски отс. (рис. 67, 15) 58
55. Коготок с зубчатой псевдонихией (рис. 67, 19) **Isotoma**, подрод **Pteronychella** (часть видов, диагноз см. ниже)
- Коготок без псевдонихии (рис. 67, 18) 56
56. Мукро с 3 зубцами. V и VI сегм. бр. слиты (рис. 67, 6; 60, 2) **Isotoma**, подрод **Pseudisotoma** Handschin, 1924
- Типовой вид:** *Isotoma sensibilis* Tullberg, 1876
- Макрохеты односторонне зазубренные. 8+8 глазков. На каждом тибиотарзусе имеются 1—3 головчатых волоска. Прыг. вилка достигает венстр. трубки. Манубрий иногда с шиповидными хетами.
- Распространение: космополитный подрод; в СССР — горные и сев., реже равнинные районы.
- Мукро с 4 зубцами. V и VI сегм. бр. отделены (рис. 67, 7, 8; 60, 1) 57
57. Апик. зубец мукро меньше субапикального (рис. 67, 8) **Vertagopus** Börner, 1906

- Типовой вид:** *Desoria cinerea* Nicolet [1842]
- 8+8 глазков. Сегм. гр. иногда несут венстр. хеты. Прыг. вилка часто достигает лишь II сегм. бр., реже длиннее. Манубрий с многочисленными венстр. хетами, иногда хет немного: лишь дистально и вдоль медиальной линии. При эпитокии у самцов на теле могут возникать утолщенные, часто зубчатые хеты.
- Распространение: космополитный род; почти все виды в Голарктике; в СССР — по всей территории.
- Апик. зубец мукро чуть больше субапикального (как на рис. 67, 7) **Isotoma** (**Desoria**) **nivea** Schäffer, 1896 (зимняя форма)
58. Головка максиллы длинная и тонкая, с удлиненными ламеллами (рис. 61, 13). Хеты на передней стороне венстр. трубки отс. **Gnathisotoma** Cassagnau, 1958 sensu Najt, 1981
- Типовой вид:** *Gnathisotoma bicolor* Cassagnau, 1958
- Сенс. хетотаксия редуцирована. Наружная доля максилл с 1 сублоб. волоском. Прыг. вилка длинная, вентрально манубрий с небольшим числом хет. Мукро 4-зубчатый. V—VI сегм. бр. слиты. У всех видов отмечены экоморфные формы, несущие шипы V и VI сегм. бр.
- Распространение: Пиренеи.
- Ламеллы максиллы не удлинены, редко увеличены лишь одна или две из них, поэтому головка максиллы обычно квадратная (рис. 61, 9, 10). Хеты на передней стороне венстр. трубки присутствуют (рис. 15, 3) 59
59. Коготок особой формы (рис. 67, 12). Глаза отс. **Isotoma**, подрод **Cheirutoma** Bagnall, 1949
- Типовой вид:** *Isotoma spatulata* Chamberlain, 1943
- Верхняя губа с V-образными бугорками. Тибиотарз. головчатые волоски отс. Эмподий без базальной ламеллы. Мукро 3-зубчатый. V и VI сегм. бр. отделены.
- Распространение: С. Америка (Калифорния, Орегон).
- Коготки обычной формы. Глазки имеются или отс. 60
60. Латер. зубцы коготка увеличены, образуя зубчатую псевдонихию (рис. 67, 19) **Isotoma** подрод **Pteronychella** Börner, 1909
- Типовой вид:** *Pteronychella pelpulchra* Börner, 1909
- Гетерогенный подрод. 8+8 глазков. Тибиотарз. головчатые волоски имеются или отс. V и VI сегм. бр. отделены или слиты.
- Распространение: Япония.
- Латер. зубцы коготка, даже если они крупные, не образуют псевдонихию 61
61. 2 передних глазка сильно сдвинуты на латер. поверхность головы. ПАО отс. (рис. 61, 20) **Myopia** Christiansen et Bellinger, 1980
- Типовой вид:** *Isotoma (Myopia) alaskana* Christiansen et Bellinger, 1980
- 8+8 глазков. V и VI сегм. бр. слиты. 4 зубца на мукро.
- Распространение: С. Америка (Аляска).
- Все глазки расположены единой группой. ПАО имеется (рис. 61, 17—19) 62
62. Вентромедиально на манубрии есть группа шиповидных хет (рис. 66, 6—8) 63
- Вентромедиально на манубрии хеты нормальной формы (рис. 66, 2, 9) 64
63. От 6+6 до 8+8 глазков подрод **Isotoma** s. str. Bourlet, 1839 non Dejean, 1834, sensu Yosii, 1963
- Син.: *Euisotoma* Börner, 1901; *Acanthisotoma* Bonet, 1942; ? *Tetracanthura* ¹ Martynova, 1971
- Типовой вид:** *Isotoma viridis* Bourlet, 1839
- Макрохеты крупные и зазубренные. ПАО обычно мелкий. Верхняя губа с крупными буграми. Коготок часто несет 2 зубца. В основании денс с дорс. стороны обычно 1—3 макро- и несколько микрохет (рис. 66, 11). Внутр. сторона денс часто с реснитчатыми хетами. Мукро 3-зубчатый, иногда с очень мелким 4-м апик. зубцом. Манубриальное утолщение у некоторых видов с многочисленными зубцами. V и VI сегм. бр. отделены. У *I. viridis* отмечена экоморфная форма с крупными шипами на VI сегм. бр.
- Распространение: космополитный подрод; в СССР — по всей территории.

¹ Род *Tetracanthura* Martynova, 1971 (типовой вид — *T. mirabilis*), вероятно, описан по экоморфным особям. Начт (Najt, 1981) указывает на появление подобных шипов на VI сегм. бр. у *I. viridis* при экоморфозе.

— Меньше 4+4 глазков
... *Isotoma*, подрод *Folsomotoma* Bagnall, 1949 sensu Greenslade, 1986

Син.: *Sorensia* Salmon, 1949

Типовой вид: *Isotoma bioculata* Womersley, 1934

Макрохеты крупные и зазубренные. Сенси. хеты тела обычно сильно удлинены. ПАО — овальный. Вентромедиально манубрий несет шиповидные и (или) колбовидные хеты. Денс проксимально с внутренней стороны часто с шиповидными хетами. Мукро 3-зубчатый. V и VI сегм. бр. слиты.

Распространение: Южное полушарие (большинство видов в субантарктике); в СССР — Якутия (*I. dilatosestosa* Martynova, 1980).

64. От 8+8 до 6+6 глазков в продолговатом глазном пятне (рис. 61, 18)

... *Isotoma*, подрод *Desoria* Nicolet in Desor, 1941 sensu Deharveng, 1981

Син.: *Apoeona* Gistel, 1848; *Halisotoma* Bagnall, 1949; *Isotomurodes* Bagnall, 1949; *Panurotoma* Bagnall, 1949; *Pedisotoma* Bagnall, 1949; *Sensiterga* Murphy, 1959; *Spinisotoma* Stach, 1947

Типовой вид: *Desoria saltans* Nicolet in Desor, 1841

Гетерогенный подрод. Максиллы квадратная, реже одна из ламелл увеличена (рис. 61, 9, 10) или имеются крупные зубцы на ламеллах. ПАО от мелкого до крупного с перетяжкой. Нижняя губа обычно с продольными ребрами. Коготок чаще с 1 зубцом. В основании денс с дорс. стороны 1—2 хеты (рис. 66, 12). Мукро с 3—4(5) зубцами. V и VI сегм. бр. отделены, очень редко слиты. У некоторых видов отмечены экоморфные формы, несущие шипы на V сегм. бр. У *I. nivea* отмечен экоморфоз, состоящий в появлении тибиятарз. головчатых волосков.

Распространение: космополитный подрод, но основное видовое разнообразие в Голарктике; в СССР — по всей территории.

— От 0+0 до 5+5 глазков, обычно в квадратном глазном пятне (рис. 61, 17, 19) ... *Isotoma*, подрод *Parisotoma* Bagnall, 1940

Типовой вид: *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896

ПАО крупный, обычно широкий. Мукро с 3, реже с 4 зубцами. Манубриальное утолщение обычное. V и VI сегм. бр. отделены часто лишь полосой без хет.

Распространение: космополитный подрод; в СССР — по всей территории.

СЕМЕЙСТВО ACTALETIDAE

До последнего времени положение единственного рода этого своеобразного семейства оставалось неясным. По современным представлениям, род *Actaletes* входит в подотряд *Entomobryomorpha*, для него выделено отдельное семейство *Actaletidae*, которое, возможно, имеет общие корни с *Isotomidae* и *Coenaletidae* (Bellinger, 1985).

Род *Actaletes* Giard, 1889

Типовой вид: *Actaletes neptuni* Giard, 1889

Ус. 4-члениковые, некольчатые, отходят от середины головы (как у *Symphyleona*). Голова гипогнатическая с трахеями. 8+8 глазков. ПАО имеется. Коготок с особым тибиятарз. волоском, расширенным в виде пластинки (рис. 68, 3). Денс цилиндрический, гладкий, с многочисленными хетами и иногда с шипами (рис. 68, 1). Мукро отделен от денс, с зубцами (рис. 68, 2). V и VI сегм. бр. слиты с IV и редуцированы. На IV сегм. бр. имеются 4 пары трихоботрий. Литоральные формы. Распространение: в основном тропики. В Голарктике — побережье Северного моря.

СЕМЕЙСТВО ENTOMOBRYIDAE

Семейство подотряда *Entomobryomorpha*, характеризующееся отсутствием ботриотрихий на тергитах груди, тонким, суживающимся к дистальному концу денс и мелким крючковидным мукро. Средние и крупные, реже мелкие формы. Окраска часто контрастная: из полос и пятен, реже диффузная или отсутствует (рис. 27). Покровы гладкие. Покровы из хет очень разнообразно. У рода *Entomobrya*, например, выделено несколько типов обычных хет (Christiansen, 1958a): крупные с расширением на конце и изгибом, крупные без расширения и изгиба, мелкие неутолщенные, средне- и сильно утолщенные. Между ними существуют переходы. Кроме того, имеются специализированные хеты: трихоботрии и сетулы (рис. 69, 4). Чешуйки имеются (чешуйчатые формы) или отсут-

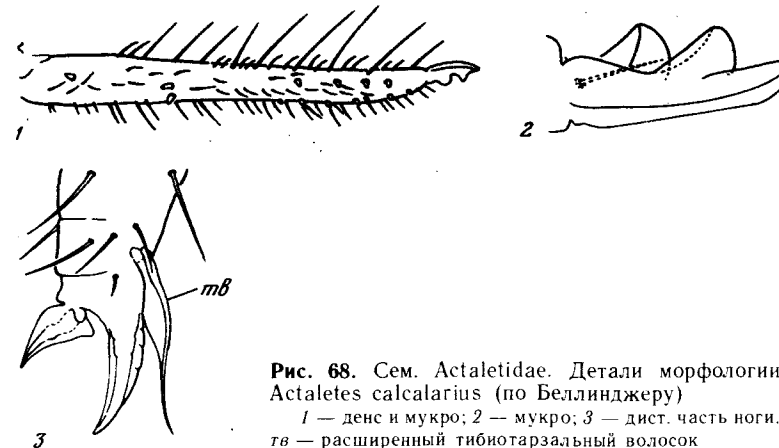


Рис. 68. Сем. Actaletidae. Детали морфологии *Actaletes calcalarius* (по Беллинджеру)

1 — денс и мукро; 2 — мукро; 3 — дист. часть ноги.
tb — расширенный тибиятарзальный волосок

ствуют (хетозные формы). Существует ряд промежуточных форм между хетозными и чешуйчатыми *Entomobryidae*: *Himalanura*, *Janetshekbrya* (рис. 69, 6, 15).

По количеству хет выделены (Yosii, 1961) голохетные (хетозные или чешуйчатые формы с большим количеством макрохет на теле), олигохетные (с меньшим числом макрохет на теле, большинство мелких хет преобразованы в чешуйки) и ахетные формы (макрохет очень мало, на некоторых тергитах они могут отсутствовать, почти все мелкие обычные хеты преобразованы в чешуйки) (рис. 69, 1—3).

II сегмент груди сильно отличается по хетотаксии от III — несет в передней части большое число макрохет, реже только микрохеты (у ахетных чешуйчатых форм), отсутствующие на III сегм. гр. (рис. 69, 1—3).

Трихоботрии имеются в количестве 2, 3, 2 на II, III, IV сегментах брюшка, вокруг каждой из них выделяется так называемый трихоботриальный комплекс, состоящий из ряда расширенных хет, примыкающих к трихоботрии. Иногда на IV сегменте брюшка появляется дополнительная латеральная трихоботрия без трихоботриального комплекса (Szeptycki, 1979).

Гетерономность сегментации слабая у примитивных форм (*Orchesellinae*): VI сегмент брюшка лишь немного больше III, II сегмент груди нормальной формы, не выдается вперед в виде «капюшона». У остальных подсемейств резкая гетерономность: IV сегмент брюшка в несколько раз больше III, иногда возникает сильная гипертрофия II сегмента груди, который выдается вперед (некоторые виды родов *Lepidocyrtus*, *Entomobrya*, *Lepidosira*: рис. 27, 3, 6).

Усики обычно длинные, иногда длиннее тела, 4-члениковые. У большинства *Orchesellinae* происходит вторичное подразделение 1-го и иногда 2-го члеников (рис. 70, 1—4, 7). Последние членики усики нередко приобретают кольчатость из-за мутовчатого расположения хет (рис. 70, 6). Сенсиоллы усики не дифференцированы, апикальная везикула имеется или отсутствует. У пещерных форм на усиках часто имеются широкие сенсиоллы. Базальные членики усиков могут нести чешуйки или видоизмененные хеты (некоторые виды рода *Lepidocyrtus*).

Верхняя губа обычно имеет формулу 4/5, 5, 4, прелабральные хеты реснитчатые или гладкие, лабральные в подавляющем числе случаев гладкие. Форма верхнегубных папилл очень разнообразна: они могут быть округлые, с шипиками, с хетами, бахромчатые и т. п. (рис. 10, 6).

Ротовые органы жующего типа. Нижняя губа несет гладкие или реснитчатые хеты, при редукции хеты могут не исчезать, а сильно уменьшаться в размере. ПАО отсутствует (лишь у тропических родов *Indoscorus*, *Australotomurus* имеется).

Глазков обычно 8+8, у пещерных и почвенных групп их количество может редуци-

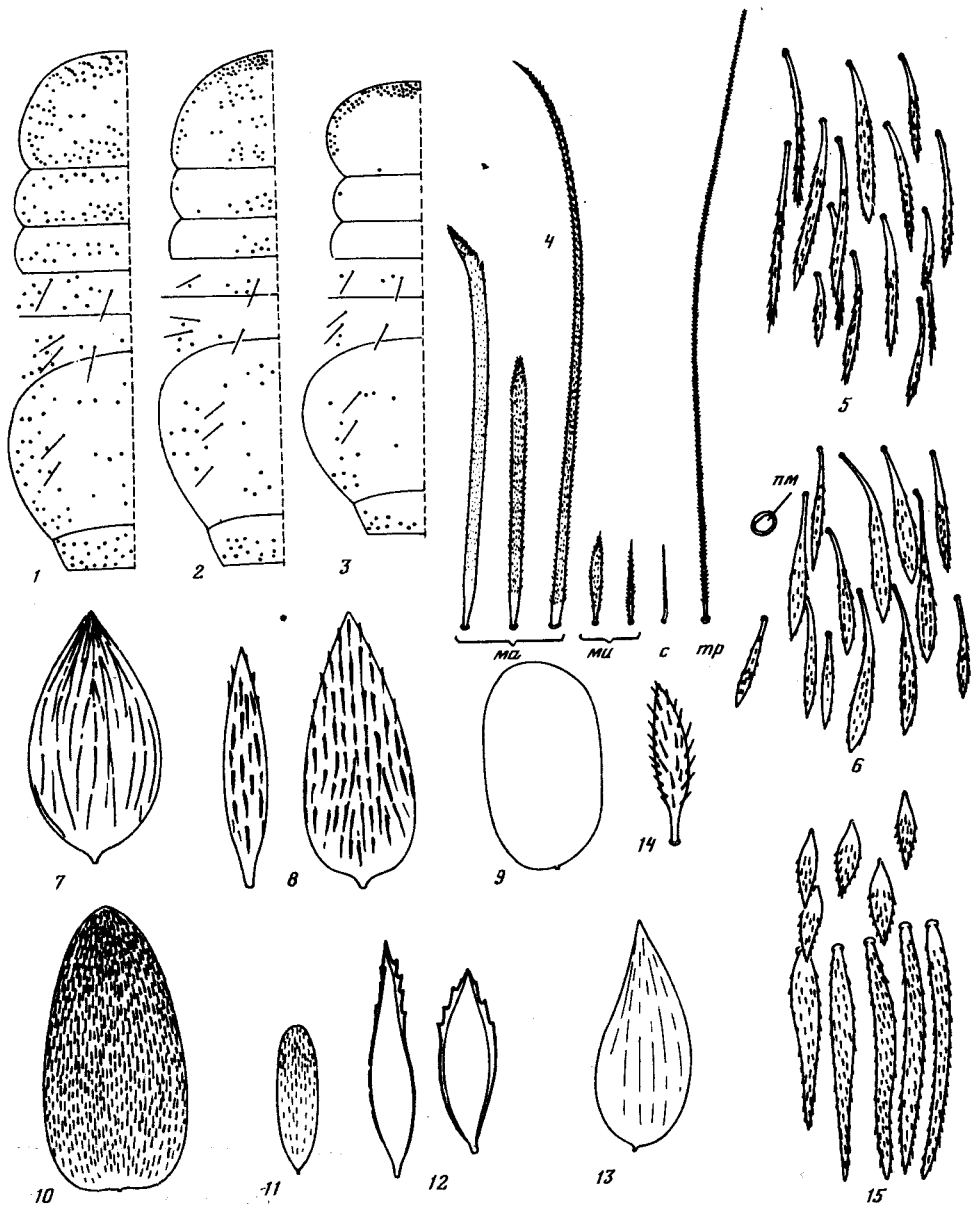


Рис. 69. Сем. Entomobryidae. Хетотаксия (по Йосии, Мартыновой и др., Снайдеру, Челнокову, Шептицкому (с изменениями) и ориг.)

1—3 — расположение макрохет и трихоботрий на теле: 1 — *Entomobrya nivalis* (голохетное), 2 — *Seira annulicornis* (олигохетное), 3 — *Pseudosinella alba* (ахетное); 4 — хеты *Entomobrya* s. l.; 5, 6 — латер. участок II тергита бр.: 5 — *Entomobrya* (s. str.) *quinquelineata*, 6 — *Himalanura bermani*; 7—13 — чешуйки: 7 — *Willowsia buski*, 8 — *Drepanosira gisini*, 9 — *Lepidocyrtus lignorum*, 10, 11 — *Seira squamopartata* (10 — на теле, 11 — на денс), 12 — *Americabrya matthewsi*, 13 — *Desertia kaplini*; 14 — микрохета *Himalanura glauca*; 15 — задний край III сегм. гр. *Janetschekbrya brahmides*. ма — макрохеты; ми — микрохеты; с — сегула; тр — трихоботрия; лм — пора макрохеты

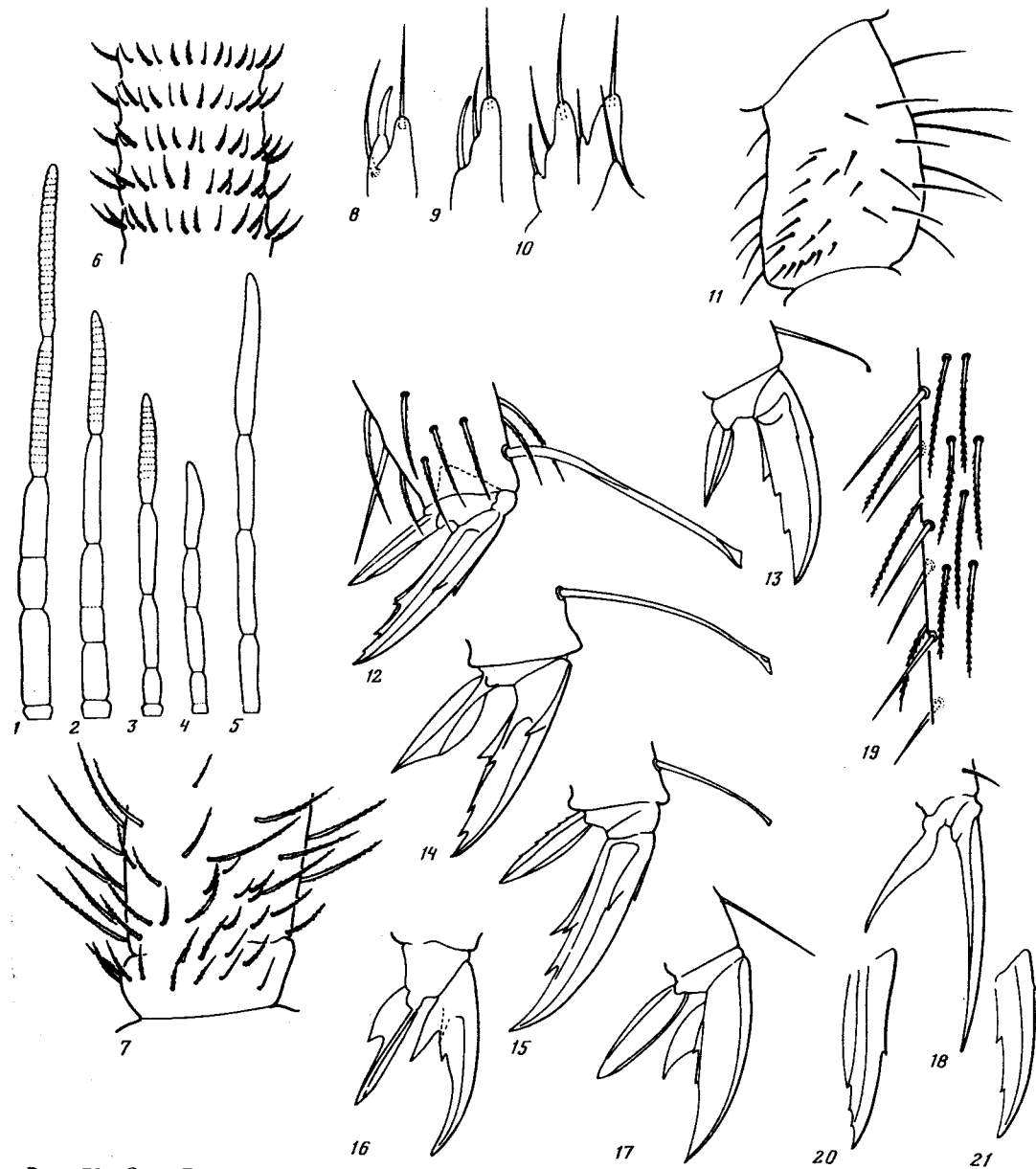


Рис. 70. Сем. Entomobryidae. Детали строения. (по Гизину, Деарвану, Йосии, Мартыновой, Стаху и ориг.)

1—5 — схемы строения усика: 1, 2 — *Orchesella*, 3 — *Heteromurus*, 4 — *Orchesellides*, 5 — *Entomobrya*; 6 — часть 4-го чл. ус. *Orchesella flavescens*; 7 — базальная часть ус. *Orchesellides kabulensis*; 8—10 — наружная папила нижнегубной пальпы: 8 — *Entomobryoides myrmecophila*, 9, 10 — *Entomobrya multifasciata*; 11 — трохантеральный орган *E. multifasciata*; 12—18 — дист. часть ноги: 12 — *Entomobrya nivalis*, 13 — *Pseudosinella duocimoculata*, 14 — *Haloentomobrya dollfusi*, 15 — *Entomobryoides myrmecophila*, 16 — *Sinella arcuata*, 17 — *Pseudosinella subvirei*, 18 — *P. cabidochei*; 19 — внутр. часть тибготарзуса 3-й пары ног *Entomobryoides myrmecophila*; 20, 21 — коготок: 20 — *Corynothrix borealis*, 21 — *Lepidocyrtus* sp.

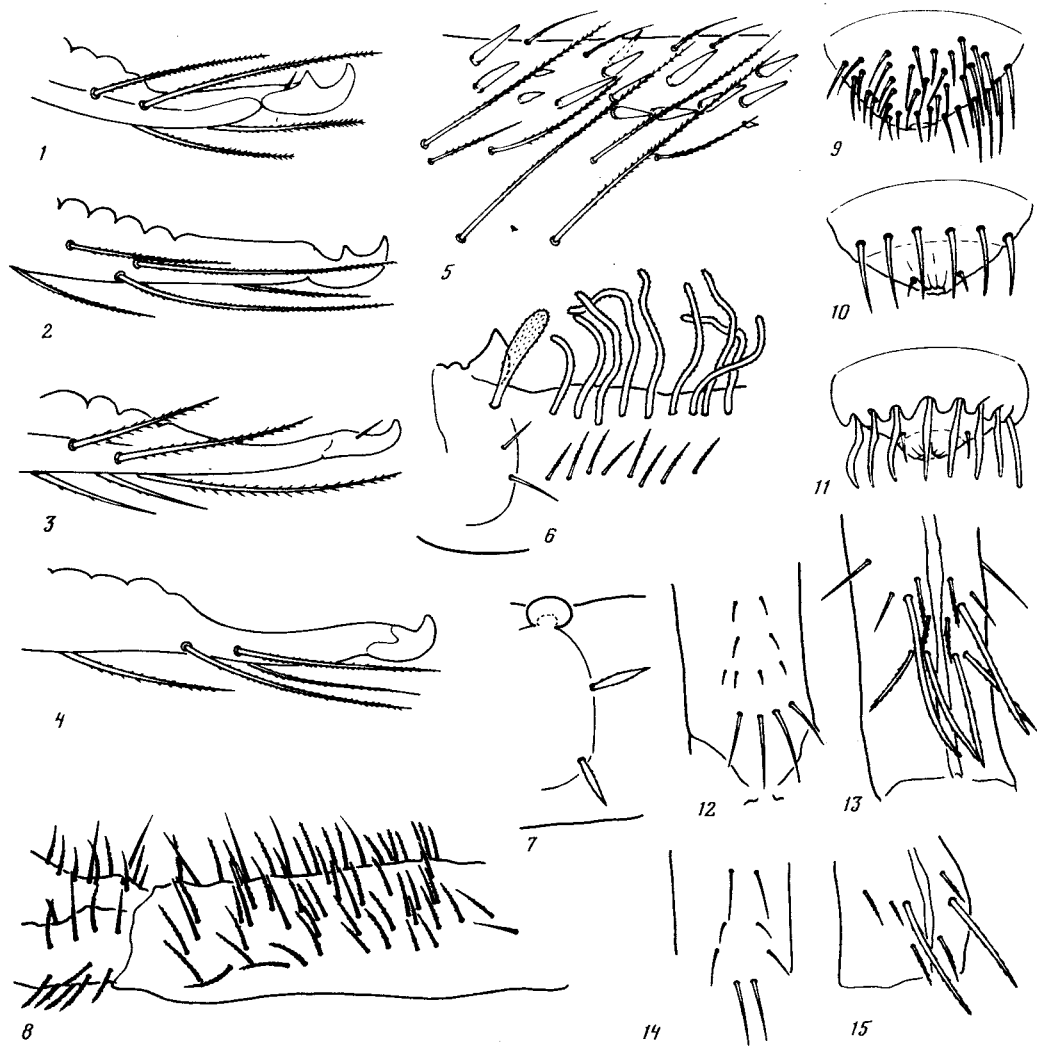


Рис. 71. Сем. Entomobryidae. Детали строения (по Йосии, Стаху, Христиансену)

1—4 — дист. часть прыг. вилки: 1 — *Entomobryoides*, 2 — *Haloentomobrya*, 3 — *Drepanura*, 4 — *Prodrepanura*; 5—7 — базальная часть денс: 5 — *Homidia socia*, 6 — *Acrocyrus orenosus*, 7 — *Ascocyrus cinctus*; 8 — дорс. поверхность манубрия и базальной части денс у *Coecobrya akiyoshiana*; 9—11 — типы генитальной пластинки самца: 9 — многосегментный, 10 — круглый, 11 — папиллярный; 12—15 — вентр. трубка: 12, 13 — *Sinella curviseta* (12 — сзади, 13 — спереди), 14, 15 — *Coecobrya spinidentata* (14 — сзади, 15 — спереди)

роваться до 0. Ноги с трохантеральным органом, состоящим из группы коротких крепких щетинок (рис. 70, 11). Ноги несут большое количество реснитчатых хет, иногда чешуйки и реснитчатые макрохеты (рис. 70, 12). Всегда имеется хорошо заметный тибготарзальный волосок, обычно головчатый, иногда он заострен, но всегда хорошо заметен по особой форме и отсутствию реснитчатости (рис. 70, 12—18). На тибготарзусе 3-й пары ног имеется гладкий волосок, противостоящий головчатому, или двойной ряд гладких или очень тонко реснитчатых хет вдоль всей длины тибготарзуса, которые резко отличаются от остальных грубо реснитчатых хет (рис. 70, 12, 19). Коготок с наружным, латеральными, парными и непарными внутренними зубцами, последние иногда крыловидные (рис. 70, 16, 17), эмподий всегда имеется. Зацепка с одной хетой на основании и 4 зубцами (искл.

Corynothrix с 2—4 хетами). Прыгательная вилка всегда имеется, достигает вентральной трубки, с тонким, кольчатым, дорсально суживающимся денсом и крючковидным мукром (рис. 16, 9). Форма денса удивительно постоянна внутри всего семейства. Манубрий и денс могут нести чешуйки, аналогичные таковым на теле или сильно отличающиеся. Денс может нести шипы, гладкие или реснитчатые шиповидные хеты в проксимальной части (например, некоторые виды *Lepidocyrtus* подрода *Acrocyrus*; рис. 71, 5, 6). Мукро всегда мелкий, с 2 зубцами и особым шипом в основании. Иногда зубцы и (или) шип отсутствуют (*Seira*, *Drepanosira* и другие рода). (рис. 71, 1—4).

Генитальное поле самца (по: Christiansen, 1958b) может быть многосегментного, кругового или папиллярного типа, хотя встречаются и промежуточные варианты (рис. 71, 9—11). Половой деморфизм относительно редок, отмечен по окраске у некоторых видов родов *Orchesella*, *Entomobrya*, *Willowsia*.

Фундаментальные работы, в которых бы обсуждалась родовая система *Entomobryidae*, отсутствуют. Есть отдельные разработки групп близких родов (Yosii, 1956, 1961, 1971, 1977; Christiansen, 1958 a; Stach, 1960, 1963; Mutt, 1980 a).

Основные признаки, по которым традиционно выделяются рода:

- 1) характер хетома: наличие или отсутствие чешуек, их форма, структура и обилие на теле и конечностях; форма макрохет;
- 2) структура мукро: наличие шипа или зубца;
- 3) подразделенность 2-го и 1-го чл. ус., но кольчатость последних члеников усиков имеет вес лишь иногда;
- 4) наличие апикальной везикулы на IV чл. ус.;
- 5) наличие большого числа гладких хет на тибготарзусе и манубрии;
- 6) редукция числа глазков. Традиционно формальное деление единой группы с числом глазков от 8+8 до 0+0 на 2 рода: один с 8+8, другой — от 7+7 до 0+0 (*Lepidocyrtus* и *Pseudosinella*, *Entomobryoides* и *Sinella*, хотя некоторые авторы считают неправильным такое деление (Christiansen, Bellinger, 1980—1981; Yoshi, 1982).

На современном этапе установлено, что возникновение чешуек вообще, кольчатость 4-го чл. ус., упрощение мукро — признаки, многократно возникающие в различных филогенетических линиях, не могут рассматриваться как основные для обособления семейств или подсемейств. Наиболее значимы: степень гетерономности сегментации, общее обилие и расположение макрохет на сегментах тела, форма чешуек.

По наиболее обоснованной системе А. Шептицкого (Szeptycki, 1979) семейство делится на 4 подсемейства: *Orchesellinae*, *Entomobryinae*, *Lepidocyrtinae*, *Seirinae*.

В *Orchesellinae* (наиболее примитивное подсемейство) объединяют чешуйчатые и хетозные рода с более менее гомономной сегментацией и обычно с подразделенным 1-м и 2-м чл. ус. У чешуйчатых форм чешуйки округлые. Мукро с 2 зубцами и шипом, очень редко шип отсутствует. В трихоботриальном комплексе на IV сегм. бр. небольшое число хет. Подсемейство включает рода: *Orchesella*, *Orchesellides*, *Heteromurus*, *Corynothrix*, *Neorchesella* (Голарктика). Наибольший вклад в изучение этого подсемейства внес Мари Мутт (Mari Mutt, 1980 a, b, c; и др.).

Рода *Entomobryinae* — хетозные, чешуйчатые или промежуточные формы, имеющие четкую гетерономность сегментации. Мукро обычной для семейства формы, реже серповидный. Чешуйки, если имеются, заострены на конце, покрытие тела всегда голохетное. Трихоботрии IV сегм. бр. всегда сильно реснитчатые. Подсемейство включает рода: *Entomobrya*, *Desertia*, *Calx*, *Willowsia*, *Janetshekbrya*, *Homidia*, *Drepanura*, *Entomobryoides*, *Haloentomobrya*, *Sinella*, *Americabrya*, *Drepanosira* (Голарктика).

Seirinae имеют очень сильную гетерономность сегментации тела, серповидный мукро, покрытие олигохетное, тело всегда несет округлые, грубо ребристые чешуйки, на IV сегменте брюшка часто имеется добавочная трихоботрия. В Голарктике 1 род — *Seira*.

Lepidocyrtinae имеют очень сильную гетерономность тела, мукро с двумя зубцами и шипом, округлые чешуйки со слабой ребристостью и сильную редукцию макрохетотаксии (ахетности.) Входят: *Lepidocyrtus* и *Pseudosinella* (Голарктика). Положение некоторых родов в этой системе пока неясно (например, *Lepidosira*).

Адаптивная эволюция семейства идет в основном по пути приспособления к жизни

в верхних слоях подстилки, в травостое и часто в биотопах с дефицитом влаги. Типичная глубокопочвенная, нейстонная и кортицикольная жизненные формы морфологически не представлены. Лишь небольшое количество представителей может быть отнесено к подстилочной и верхнепочвенной жизненным формам.

Прогрессирующее семейство, основное видовое и родовое разнообразие Entomobryidae — в тропиках. Родов, встречающихся в Голарктике, много, но некоторые из них включены в список из-за единичных отметок в Японии или на юге С. Америки (всего 29 родов и подродов).

Определительная таблица родов и подродов

1. IV сегм. бр. (вдоль средней линии) не более чем в 2 раза длиннее III сегм. бр. (у взрослых экземпляров) (рис. 27, 1, 2, 4); если более чем в 2 раза, то 1-й и 2-й чл. ус. вторично подразделены (рис. 70, 1—4, 7) 2
- IV сегм. бр. более чем в 2 раза длиннее III (рис. 27, 3, 5, 6). 1-й чл. ус. без вторичного подразделения (рис. 70, 5) 6
2. Чешуйки на теле отс. 3
- Чешуйки на теле имеются **Heteromurus** Wankel, 1860
- В Голарктике встречаются 2 подрода:
- a. Только 4-й чл. ус. подразделен мутовками хет на многочисленные вторичные членики (рис. 70, 3, 6) подрод **Heteromurus** s. str. Wankel, 1860

Син.: Ptenura Templeton, 1844; Euheteromurus Börner, 1901; Heteromurodes Absolon, 1901.
Типовой вид: *Heteromurus margaritarius* Wankel, 1860

От 2 до 5 мм. Пигмент, если имеется, распределен диффузно. Чешуйки темные, округлые или срезающие в дист. части, покрывают тело, прыг. вилку и ус. Ус. 5-члениковые, т. к. 1-й чл. имеет кольцевидный субсегмент. ПАО (в отличие от тропического р. Indoscorus) отс. Глазков: 8+8, 3+3, 2+2, 1+1 или полностью отс. Мукро с 2 зубцами и обычно с базальным шипом. Не имеет шипов на денс и макрохет на I сегм. бр. (два основных отличия от тропических подродов Alloscorpus и Heteromurtrella).

Распространение: космополитный подрод; основное многообразие в Голарктике; в СССР — в основном центр. и южн. районы европейской части и Ср. Азия.

- 3-й и 4-й чл. ус. подразделены мутовками хет подрод **Verhoeffiella** Absolon, 1900

Син.: Typhlopodura Absolon, 1900

Типовой вид: *Heteromurus (Verhoeffiella) cavicola* Absolon, 1900

Без глаз и пигмента. Хетотаксия и покрытие чешуйками близко к Heteromuris s. str. Коротки и ус. часто удлинены, последние могут быть длиннее тела. Пещерные формы.

Распространение: Югославия, С. Италия, Испания.

3. 1-й и 2-й чл. ус. не подразделены (ус. 4-члениковые). Зацепка с 2—4 хетами **Corynothrix** Tullberg, 1876

Типовой вид: *Corynothrix borealis* Tullberg, 1876

Окраска диффузная. Апик. везикула на 4-м чл. ус. отс. 2 ряда хет в основании верхней губы реснитчатые. 8+8 глазков. Базальные зубцы на внутр. ламеллах коготка слиты (рис. 70, 20). Тибиотарз. волосок заостренный или головчатый. На тибиотарзусе 3-й пары ног имеется ряд гладких хет. В трохантеральном органе макрохета слабо отличается от остальных хет. Трихоботрии мелкие. Мукро с 2 зубцами и базальным шипом.

Распространение: голарктический род; в СССР — сев. районы, в азиатской части также в горах.

- 1-й и часто 2-й чл. ус. вторично подразделены, т. е. ус. 5—6-члениковые (рис. 70, 1—4, 7). Зацепка с 1 хетой 4
4. 1-й и 2-й чл. ус. подразделены (ус. 6-члениковые) 5
- Подразделен только 1-й чл. ус. (5-члениковые) **Orchesellides** Bonet, 1930

Типовой вид: *Orchesellides baraoi* Bonet, 1930

Окраска обычно контрастная: из темных пятен на светлом фоне. Прелабральные и лабральные хеты гладкие. Апик. везикула на последнем чл. ус. имеется, реже отс. Папиллы

верхней губы заостренные или конические. 8+8 глазков. Внутр. ламеллы коготка отделены, каждая с зубцом. Тибиотарзус 3-й пары ног с одним гладким волоском напротив головчатого. Мукро с 2 зубцами и базальным шипом. Генитальное поле самца многощетинкового типа.

Распространение: В. Азия (Китай, п-ов Корея, Япония); СССР (горные районы Ср. Азии, Приморье).

5. 8+8 глазков на темном глазном поле **Orchesella** Templeton, 1835

Типовой вид: *Podura cincta* Linnaeus, 1758

Крупные формы. Окраска обычно контрастная: из темных полос на светлом фоне. Последний чл. ус. апикально с хетоидной сенсиллой и почти всегда без апик. везикулы. Внутр. ламеллы коготка отделены, каждая с зубцом. Тибиотарзус 3-й пары ног с одним гладким волоском напротив головчатого. Мукро с 2 зубцами и базальным шипом. Генитальное поле самца (у исследованных форм) кругового типа.

Распространение: Голарктика (в Азии редко); в СССР — вся европейская часть, в азиатской — единичные находки.

- 2+2 глазка на оранжевом глазном поле **Neorchesella** Mari Mutt, 1981

Типовой вид: *Neorchesella mexicana* Mari Mutt, 1981

Близок к *Orchesella*. Отличается присутствием ряда гладких хет на тибиотарзусе 3-й пары ног, заостренным тибиотарз. волоском и отсутствием хетоидной сенсиллы на последнем чл. ус. Распространение: С. Мексика.

6. Мукро серповидный, без базального шипа (рис. 71, 4) 7
- Мукро серповидный, с базальным шипом (рис. 71, 3) 10
- = Мукро с 2 зубцами и базальным шипом¹ (рис. 71, 1) 12
- = Мукро с 2 зубцами, без базального шипа (рис. 71, 2) **Haloentomobrya** Stach, 1963

Типовой вид: *Entomobrya dollfusi* Denis, 1924

Чешуйки на теле отс. 4-й чл. ус. без апик. везикулы. У типового вида верхнегубные папиллы округлые. 8+8 глазков. Эмподий срезан дистально и часто ложкообразный (рис. 70, 14). Тибиотарз. волоски головчатые. Тибиотарзусы 3-й пары ног с двойным рядом гладких хет. Генитальное поле самца папиллярного типа. Литеральные формы.

Распространение: Европа, С. Америка.

7. Чешуйки на теле имеются 8
- Чешуйки на теле отс. 9
8. Чешуйки дорс. стороны тела округлые, с четкой ребристостью (рис. 69, 10) **Seira** s. str. Lubbock, 1869

Син.: Sira Tullberg, 1872; Pseudosira Schött, 1893; Drepanocyrtus Handschin, 1924; Lepidocyrtoides Schött, 1917; Mesira Scherbakov, 1898

Типовой вид: *Degeeria domestica* Nicolet [1842]

Крупные формы. Окраска, кроме глазного пятна, плохо развита. Пигмент, если имеется, располагается пятнами или диффузно. Олигохетоз. Тело обильно покрыто округлыми чешуйками с четкой ребристостью. 4-й чл. ус. простой или 6. м. ясно подразделен мутовками хет. Апик. везикула имеется. 8+8 глазков. IV сегм. брюшка с дополнительной трихоботрией (основное отличие от тропического рода *Afroseira*), т. о. их количество на II, III, IV сегм. бр.— 2, 3, 3. Денс кольчатый, кроме дист. части. Денс с веретеновидными чешуйками, отличающимися от чешуек на тергитах (рис. 69, 11). В отличие от тропического подрода *Lepidocyrtinus* в проксимальной части денс нет крупных тупых хет. Генитальное поле самцов кругового типа.

Распространение: космополитный род; в СССР — в основном в южн. районах.

- Чешуйки дорс. стороны тела веретеновидные и заостренные (рис. 69, 13) **Desertia** Tshelnokov in Martynova, Tshelnokov et Kaplin, 1979

Типовой вид: *Desertia kaplini* Tshelnokov in Martynova, Tshelnokov et Kaplin, 1979

4-й чл. ус. некольчатый. 8+8 глазков. Верхнегубные папиллы одно- или двухвершинные. Тибиотарз. волосок головчатый. Заостренные чешуйки тела с очень тонкой ребристостью. У основания трихоботрий имеются группы чешуевидных хет, аналогичных таковым у *Himalanuga*. Денс без чешуек.

Распространение: СССР (В. Каракумы).

¹ Иногда наблюдаются абберантные формы с отсутствием шипа или зубца.

9. Макрохеты II сегм. гр. равномерно сужаются к дист. концу, без изгиба (2-я и 3-я макрохеты на рис. 69, 4), не образуют четкой «гривы»

Prodrepanura Stach, 1963

Типовой вид: *Entomobrya (Drepanura) musatica* Stach, 1935

Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется. Пигмент только на глазном пятне. 8+8 глазков. Дифференцированная хета на наружной нижнегубной папилле, короткая, неутолщенная (как на рис. 70, 9). Верхнегубные папиллы с 3 шипиками каждая. Тибиотарз. волосок головчатый. Эмподий косо срезан у вершины. Генитальное поле самца папиллярного типа.

Распространение: Египет.

- Макрохеты на II сегм. гр. обычные для семейства — посоховидные (1-я макрохета на рис. 69, 4), в передней части образуют четкую «гриву»

Calx Christiansen, 1958

Типовой вид: *Entomobrya (Drepanura) sabulicola* Mills, 1931

Окраска от однотонной до контрастной. Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется. 8+8 глазков. Тибиотарз. волосок головчатый. Тибиотарзус 3-й пары ног без ряда гладких хет.

Распространение: Ю. и С. Америка; СССР (Ю. Сибирь).

10. Глазков меньше 6+6. На тибиотарзусах 3-й пары ног имеется двойной ряд гладких хет (рис. 70, 19) *Sinella*

(часть видов, диагноз см. ниже)

- Глазков 8+8. Двойной ряд гладких хет на тибиотарзусе 3-й пары ног отс. 11

11. Чешуйки на теле имеются *Drepanosira* Bonet, 1942

Син.: *Parasira* Bonet, 1930 nec Steenstrup, 1861

Типовой вид: *Parasira ornata* Bonet, 1930

8+8 глазков. У типового вида на краю верхней губы имеются 2+2 крепких шипика. Чешуйки на теле грубо ребристые, с остроконечной вершиной (рис. 69, 8).

Распространение: Ц. Азия; СССР (Таджикистан).

- Чешуйки на теле отс. *Drepanura* Schött, 1891

Типовой вид: *Drepanura californica* Schött, 1891

8+8 глазков. Окраска различна, чаще светлая. 4-й чл. ус. всегда простой, апик. везикула имеется. Ус. всегда меньше половины длины тела. Верхнегубные папиллы мелкие, конические. Тибиотарз. волоски головчатые. Генитальное поле самца папиллярного типа.

Распространение: космополитный род; в СССР — юг европейской и азиатской частей, реже на севере (Магаданская обл.).

12. Чешуйки на теле имеются (рис. 69, 7—13, 15) 18

- Чешуйки на теле отс. или имеются лишь слегка расширенные, реснитчатые хеты (рис. 69, 5, 6) 13

13. Внутр. проксимальная часть денс (у взрослых особей) несет шипы (рис. 71, 5)

Homidia Börner, 1906

Типовой вид: *Entomobrya (Homidia) cingula* Börner, 1906

Часто контрастно окрашенные формы. 4-й чл. ус. обычно со вторичной кольчатостью. Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется или отс. Наружная дифференцированная хета нижней губы не достигает 3/4 расстояния до вершины папиллы (как на рис. 70, 10). Тибиотарз. волоски головчатые. Ряд гладких хет на тибиотарзусах 3-й пары ног нет. Эмподий ланцетовидный. Генитальное поле самца папиллярного типа.

Распространение: Ю.-В. и В. Азия, С. Америка; СССР (Приморье).

- Шипы на денс отс. 14

14. На тергитах (по всей поверхности или в отдельных частях, обычно вдоль медиальной линии) имеются чешуевидные расширенные хеты (рис. 69, 6, 14)

Entomobrya, подрод *Himalanura* Baijal, 1958

Типовой вид: *Himalanura indica* Baijal, 1958

Окраска обычно однотонная. 8+8 глазков. Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется. Тибиотарзусы 3-й пары ног без гладких хет. Род занимает промежуточное положение между чешуйчатыми и хетозными *Entomobryinae*.

Распространение: Азия; в СССР — сев. и горные районы азиатской части.

- Чешуевидные хеты на тергитах отс. (рис. 69, 5) 15

15. 8+8 глазков. Пигмент чаще имеется, обычно в виде контрастного рисунка. Апик. везикула на ус., как правило, имеется (рис. 12, 1) 16

- Менее 6+6 глазков. Пигмент, кроме глазного пятна, отс. или диффузен. Апик. везикула на ус. отс. *Sinella* Brook, 1882

Син.: *Parasinella* Bonet, 1934 nec Carpenter, 1934; *Cavernobrya* Yosii, 1956

Типовой вид: *Sinella curviseta* Brook, 1882

Ус. различной длины, максимально длиннее тела. Прелабральные хеты гладкие. Хеты заднего ряда на нижней губе обычно гладкие. Коготки часто с крыловидными внутр. зубцами, иногда сильно вытянуты (рис. 70, 16). Тибиотарзусы 3-й пары ног с двойным рядом гладких хет (рис. 70, 19), редко без них. Мукро с базальным шипом и 1 или 2 зубцами. Большинство форм типичные троглобионты, что отражается на форме коготка, длине конечностей, часто возникают утолщенные сенсиллы на ус.

В Голарктике встречаются 2 подрода:

- а. Среди реснитчатых хет на дорс. поверхности прыг. вилки имеются гладкие хеты: 5—6+5—6 на манубрии и 1—3+1—3 на денс (рис. 71, 8)

подрод *Coecobrya* Yosii, 1956

Типовой вид: *Sinella (Coecobrya) akiyoshiana* Yosii, 1956

Вентр. трубка обычно с 1+1 крупной хетой на передней и с 1+1 крупными и 3+3 мелкими хетами на задней поверхности (рис. 71, 14, 15).

Распространение: вероятно, космополитный подрод; большинство видов — в пещерах Японии.

- Гладкие хеты на дорс. поверхности денс и манубрия отс.

подрод *Sinella* s. str. Brook, 1882

Вентр. трубка обычно с 3+3 крупными и 4+4 мелкими хетами на передней и с 2+2 крупными и 4+4 мелкими хетами на задней поверхности (рис. 71, 12, 13).

Распространение: вероятно, космополитный подрод; большое число видов в пещерах С. Америки; в СССР — южные районы.

16. Тибиотарзусы 3-й пары ног с двойным рядом гладких хет на внутр. стороне (рис. 70, 19). Апик. везикула на 4-м чл. ус. отс. *Entomobryoides* Maynard, 1951

Типовой вид: *Degeeria purpurascens* Packard, 1873

Окраска однотонная или контрастная. Прелабральные хеты гладкие. Наружная дифференцированная хета нижней губы в 2 раза толще расположенной рядом хеты (рис. 70, 8). Коготок с мощными внутр. зубцами, головчатые волоски на тибиотарзусах меньше или равны коготку (рис. 70, 15).

Распространение: голарктический род; в СССР — вероятно, по всей территории.

- Тибиотарзусы 3-й пары ног с одной гладкой хетой напротив головчатого волоска (рис. 70, 12). Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется (рис. 12, 1), реже отс. 17

17. Тибиотарзусы без длинных реснитчатых макрохет

подрод *Entomobrya* s. str. Rondani, 1861

Син.: *Degeeria* Nicolet, [1842] nec Meigen, 1838; *Calistella* Schött, 1893; *Degeerina* Houlbert, 1934; *Isotobryoides* Maynard, 1951

Типовой вид: *Degeeria muscorum* Nicolet, [1842]

Гетерогенный подрод. Средние и крупные формы. Окраска обычно в виде контрастного рисунка. Ус. 4-члениковые, до половины тела, реже длиннее (равны телу). Форма верхнегубных папилл варьирует. Прелабральные хеты гладкие или реснитчатые. Хеты заднего ряда на нижней губе реснитчатые. Коготок без крыловидных внутр. зубцов (рис. 70, 12). Эмподий ланцетовидный, иногда с мелкими зубчиками на наружном крае. Тибиотарз. волоски обычно длиннее коготка, реже близки ему по размеру. Генитальное поле самца папиллярного типа. У представителей рода отмечены случаи полового диморфизма по окраске.

Распространение: космополитный подрод; в СССР — по всей территории, за исключением крайнего севера.

- Тибиотарзусы 2-й и 3-й пары ног в основании несут по одной реснитчатой макрохете, которая почти равна половине длины тибиотарзуса

Entomobrya, подрод *Botryanura* Tshelnokov, 1987

Типовой вид: *Entomobrya oleniensis* Tshelnokov, 1987

У единственного вида подрода диффузная светло-фиолетовая окраска, на 4-м чл. ус. имеется апик. везикула, каждая верхнегубная папилла с шипиком. Обитатель муравейников.

Распространение: Магаданская обл.

18. Чешуйки на теле округлые и очень тонко реснитчатые (рис. 69, 9) 19
 — Чешуйки на теле заостренные на конце, иногда веретеновидные, если округлые, то с четкой ребристостью (рис. 69, 7, 10, 12, 15) 20
 19. Глазков 6+6 (редко 7+7) или меньше. Коготки часто с крупными крыловидными зубцами (рис. 70, 13, 17) **Pseudosinella** Schäffer, 1897

Син.: *Troglosinella* Delamare Deboutteville, 1949; *Tullbergia* Lie-Pettersen, 1897 nec Lubbock, 1876; *Pettersenia* Scherbakow, 1898

Типовой вид: *Tullbergia immaculata* Lie-Pettersen, 1897

Гетерогенный род. Пигмент отс. (у безглазых форм), имеется только на глазном поле (у форм с небольшим числом глазков) или диффузно распределен по всему телу (у форм с большим числом глазков). Мелкие и крупные формы. Длина ус. варьирует, иногда ус. длиннее тела. II сегм. гр. не сильно нависает над головой (рис. 27, 5). Прелабральные хеты гладкие или реснитчатые. Имеется тенденция к редукции числа хет на нижней губе. Тибнотарз. волоски головчатые или заостренные. Коготок обычно удлиннен, несет крыловидные зубцы, эмподий также часто с крупными зубцами (рис. 70, 13, 17, 18). Ахетные формы. Внутри рода наблюдается тенденция к редукции числа макрохет на дорс. поверхности тела. Мукро иногда удлиннен, с 2 зубцами и базальным шипом. В большинстве пещерные формы, что отражается на форме коготка и эмподия, длине конечностей, иногда в возникновении утолщенных сенсилл на усиках. Генитальное поле самцов многочетинкового типа.

Распространение: космополитный род; основное видовое разнообразие в Европе и С. Америке; в СССР — по всей территории, кроме сев. районов.

- Глазков 8+8, коготок без крыловидных зубцов (рис. 70, 21)
 **Lepidocyrtus** Bourlet, 1839

Син.: *Paidium* Koch, 1840; *Strongylonotus* MacGillivray, 1894

Типовой вид: *Lepidocyrtus curvicolis* Bourlet, 1839

Пигмент имеется или отс. (на глазном поле всегда имеется), распределен равномерно, если в виде рисунка, то продольные полосы отс. Чешуйки покрывают все тело, вентр. поверхность денс и манубрия, часто также некоторые чл. ус., дорс. поверхность манубрия и дист. части ног. Ахетные формы. II сегм. гр. нависает над головой (иногда очень сильно) (рис. 27, 1). Апик. везикула на 4-м чл. ус. имеется или отс. Прелабральные хеты гладкие или реснитчатые. Тибнотарз. волосок головчатый, очень редко заострен. Коготок и эмподий без крыловидных зубцов. Генитальное поле самца многочетинкового типа (рис. 71, 9).

Род делится на 3 подрода:

- а. Вырост на базальной части денс отс.
 подрод **Lepidocyrtus** s. str. Bourlet, 1839

Видоизмененные фронтальные макрохеты на голове и денс. отс. Тибнотарз. волосок головчатый. Прелабральные хеты реснитчатые, реже гладкие. Чешуйки на базальных сегм. ус., на ногах и дорс. стороне манубрия имеются или отс.

Распространение: космополитный подрод (в тропиках относительно редок); в СССР — по всей территории.

- Базальная часть денс с крупным выростом (рис. 71, 6, 7) 6
 б. Базальный вырост на денс конический, заостренный (рис. 71, 6)
 подрод **Acrocyrtus** Yosii, 1959

Типовой вид: *Lepidocyrtus (Acrocyrtus) malayanus* Yosii, 1959

Прелабральные хеты гладкие. Чешуйки имеются на некоторых сегм. ус. и ног. Тибнотарз. волосок головчатый, очень редко заострен. Фронтальные хеты головы и проксимальной части денс часто видоизменены, на денс иногда имеются шипы.

Распространение: в основном тропики Ю.-В. Азии, Япония.

- Базальный вырост на денс закруглен (рис. 71, 7)
 подрод **Ascocyrtus** Yosii, 1963

Син.: *Discocyrtus* Yosii, 1959 non Holmgren, 1878

Типовой вид: *Lepidocyrtus suborientalis* Denis, 1948

Прелабральные хеты реснитчатые или гладкие. Хеты на денс и голове обычно не модифицированы.

Распространение: в основном тропики, Япония.

20. Чешуйки на теле удлинненные, с гладкой поверхностью и 2 четкими продольными ребрами по краю (рис. 69, 12)
 **Americabrya** Mari Mutt et Palacios-Vargas, 1987

Типовой вид: *Janetschekbrya arida* Christiansen et Bellinger, 1980

Макрохетотаксия менее обильна, чем у *Janetschekbrya*. Прелабральные хеты гладкие. 4-й чл. ус. с апик. везикулой. Денс без чешуек.

Распространение: Ю. Америка, Мексика, ю.-з. часть США.

- Чешуйки с ребристостью на поверхности, обычно широкие 21
 21. На теле имеются 2 вида чешуек: удлинненные (на заднем крае тергитов) и относительно широкие (в середине тергитов) (рис. 69, 15) **Janetschekbrya** Yosii, 1971

Типовой вид: *Janetschekbrya himalica* Yosii, 1971

Прелабральные хеты реснитчатые. Голохетоз. Денс без чешуек.

Распространение: Ц. Азия.

- На теле имеются только широкие чешуйки (рис. 69, 7, 10) 22
 22. Шипы на денс имеются (как на рис. 71, 5) **Acanthocyrtus** Handschin, 1925

Типовой вид: *Lepidocyrtus (Lepidocyrtoides) spinosus* Schött, 1917

Ус. без чешуек. 8+8 глазков. Фронтальные хеты на голове не дифференцированы. Чешуйки на теле заострены и грубо реснитчатые, мелкие, на задних частях тергитов крупнее. Количество трихоботрий на II, III, и IV чл. бр.—2, 3, 3. Олигохетные формы. На манубрии имеются веретеновидные чешуйки. Денс с большим числом чешуевидных хет, внутри проксимально с шипами, реснитчатыми шиповидными и утолщенными хетами.

Распространение: тропический род, в Голарктике — Япония.

- Шипы на денс отс. 23
 23. Чешуйки тела округлые (как на рис. 69, 10) **Lepidosira** Schött, 1925

Типовой вид: *Lepidocyrtus terraereginae* Ellis et Bellinger, 1973

4-й чл. ус. иногда неясно кольчатый. 8+8 глазков. На дорс. поверхности тела чешуйки округлые, на ногах есть веретеновидные. Особенно удлинены они на денс. Олигохетные формы. Распространение: в основном тропики, в Голарктике — Япония.

- Чешуйки на теле заостренные (рис. 69, 7) **Willowsia** Shoebottom, 1917

Типовой вид: *Seira nigromaculata* Lubbock, 1873

4-й чл. ус. простой, не кольчатый. 8+8 глазков. Чешуйки только на дорс. поверхности тела, на прыг. вилке, ногах и ус. отс. На разных частях тергитов форма чешуек одинаковая. Генитальное поле самца папиллярного типа. Голохетные формы.

Распространение: космополитный род; в СССР — вероятно, по всей территории.

СЕМЕЙСТВО CYPHODERIDAE

Средние по размеру, чешуйчатые *Entomobryomorpha*. Сегментация тела резко гетеронимная: IV сегмент брюшка в несколько раз длиннее III (рис. 28). Базальная хетотаксия почти полностью состоит из округлых чешуек, покрывающих большую часть поверхности тела, манубрий и денс (рис. 72, 5, 6). Трихоботрии обычно в количестве: 2, 3, 3 на II, III, IV сегментах брюшка (для половины сегмента), иногда на этих же сегментах появляются дополнительные (рис. 72, 7).

Усики 4-члениковые. ПАО отсутствует. Верхняя губа типичная для *Entomobryomorpha*. У специализированных тропических родов молярная пластинка мандибулы может редуцироваться в связи с мирмикофильным образом жизни.

Коготок несет базально хотя бы один очень крупный крыловидный зубец на внутренней ламелле, иногда их больше: увеличены также апикальные, эмподий с крупным наружным зубцом (рис. 72, 9—11).

Денс не поделен на части, цилиндрический, некольчатый, дорсально несет 1—2 ряда специфических перьевидных чешуек (рис. 72, 1—4), реже также и шипы. Мукро удлинненный, с зубцами в апикальной части и по дорсальному краю, реже небольшой и без зубцов (*Cyphoda*, часть *Cyphoderus*). Генитальное поле самца кругового типа (по Christiansen, 1958 b) (рис. 71, 10).

Родовая система в семействе в основном разработана Деламар Дебуттвиллем (Delamare Deboutteville, 1948). В качестве родовых признаков были использованы: строение мукро, количество перьевидных чешуек на денс, развитие зубцов коготка и ряд других признаков. По мнению этого автора, первичным является удлинненный мукро

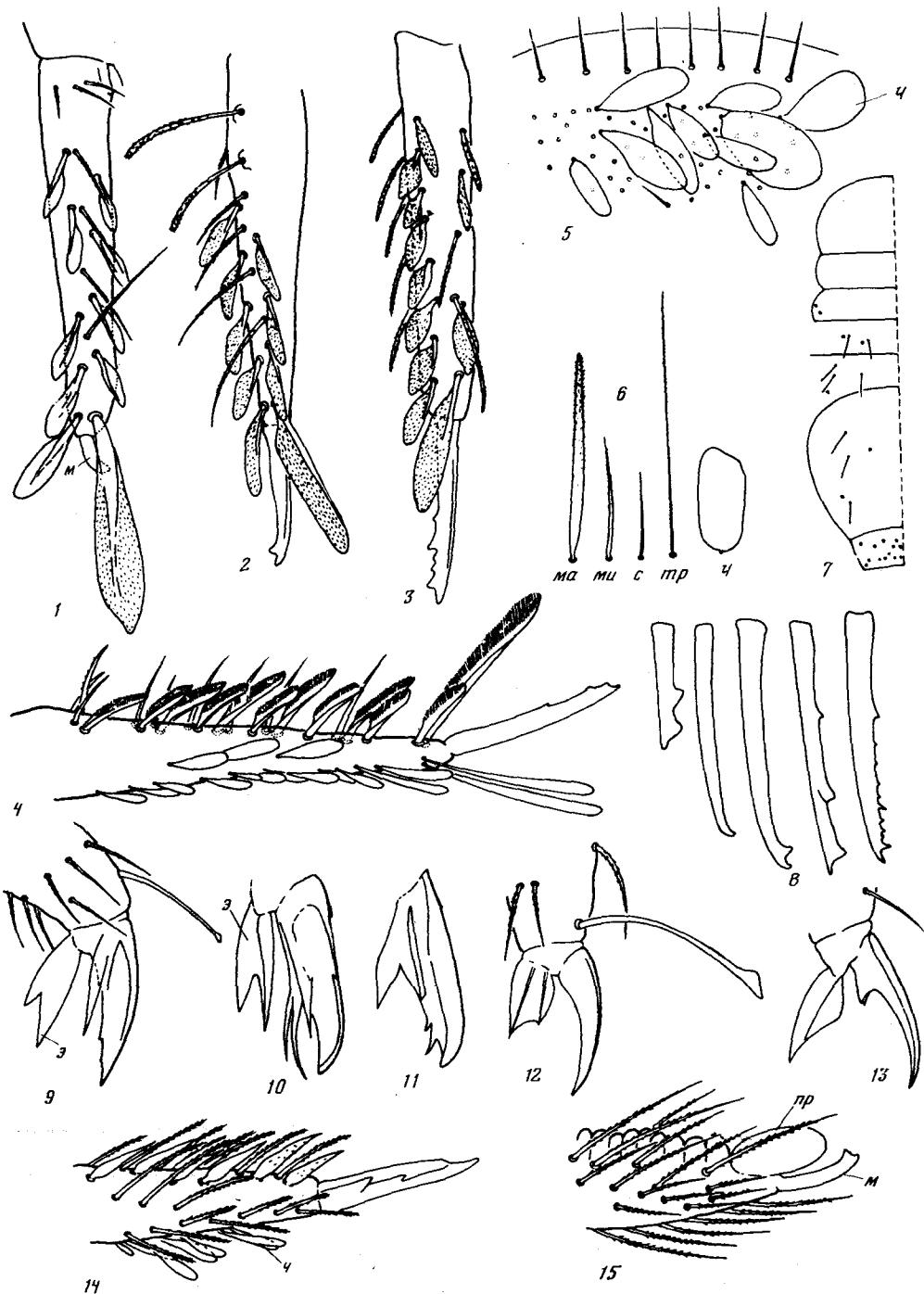


Рис. 72. Сем. Cyphoderidae и Paronellidae. Детали морфологии (по Даллаи, Деламар Дебуттвиллю, Гизину, Йосии, Учиде, Шептицкому; с изменениями)

1—4 — прыг. вилка: 1 — *Cyphoda marocana*, 2 — *Cyphoderus subsimilis*, 3 — *Serroderus bilobatus*, 4 — *Cyphoderus bidenticulatus* (вид сбоку); 5 — хетотаксия передней части II сегм. гр. Cyphoderidae; 6 — хеты и чешуйки Cyphoderus; 7 — схема расположения макрохет и трихоботрий у *C. albinus*; 8 — варианты строения мукро в роде *Cyphoderus*; 9—13 — дист. части ног: 9 — *Cyphoderus subsimilis*, 10 — *Megacyphoderus*

с 3 зубцами на конце. С одной стороны наблюдается почти полная редукция мукро (у некоторых видов *Cyphoda*), с другой — увеличение числа зубцов (ряд видов рода *Cyphoderus* (рис. 72, 8). Основное видовое и родовое разнообразие — в тропической зоне. Большинство видов является обитателями муравейников или термитников. Известно несколько тропических родов, имеющих морфологические признаки, обусловленные особым питанием в гнездах общественных насекомых. Вместе с *Entomobryidae* и *Paronellidae* входит и надсемейство *Entomobryoidea*.

Многие авторы не принимают большинство родов, выделенных из *Cyphoderus* Деламар Дебуттвиллем, а используют эти названия в качестве подродовых или игнорируют вообще. Мы принимаем существование в Голарктике одного рода *Cyphoderus* с несколькими подродами.

Определительная таблица подродов рода *Cyphoderus* Nicolet [1842]

1. Мукро, если имеется, в 8—17 раз короче денс, без зубцов (рис. 72, 1) *Cyphoda* Delamare Deboutteville, 1948

Типовой вид: *Cyphoda marocana* Delamare Deboutteville, 1948

Коготок с внутр. крыловидным зубцом, наружные и латер. — развиты слабо, внутр. непарный зубец мелкий. Чешуйки на денс расположены в 2 ряда, в каждом — более четырех сильно исчерченных перьевидных чешуек.

Распространение: вероятно, космополитный подрод; в СССР — Закавказье.

- Мукро в 2—5 раз меньше денс, если в большее число раз, то с 2 или больше зубцами (рис. 72, 2, 3) 2

2. На денс 1—3 перьевидные чешуйки во внутр. ряду. Во внешнем ряду чешуйки сильно изменяются от узких и небольших в основании до крупных и широких в дист. части (рис. 72, 3) *Serroderus* Delamare Deboutteville, 1948

Типовой вид: *Cyphoderus distinctus* Denis, 1942

Мукро с 3 или более зубцами.

Распространение: тропический подрод, в Голарктике — Япония, Сирия.

- На денс больше 4 перьевидных чешуек во внутр. ряду. Чешуйки наружного ряда б. м. одинаковы, исключая апикальную (рис. 72, 2) 3

3. Непарный внутр. зубец коготка почти доходит до вершины. Наружные и латер. зубцы хорошо заметны (72, 10, 11) *Megacyphoderus* Delamare Deboutteville, 1948

Типовой вид: *Cyphoderus silvestrii* Denis, 1925

2—3 зубца на мукро.

Распространение: Франция, С. Африка.

- Непарный внутр. зубец коготка небольшой. Наружный и латер. зубцы едва различимы (рис. 72, 9) *Cyphoderus* s. str. Nicolet, [1842]

Типовой вид: *Cyphoderus albinus* Nicolet, [1842]

Мукро с зубцами (2, 3, 4 или больше), реже зубцы отс. Количество и относительная длина перьевидных хет на денс варьируют.

Распространение: космополитный подрод; в СССР — вероятно, по всей территории, за исключением сев. районов.

СЕМЕЙСТВО PARONELLIDAE

Хетозные или чешуйчатые формы. Макрохеты типичного строения. Усики 4-члениковые, часто длинные, могут превышать длину тела в 2—3 раза. Глаз 8+8, реже меньше, до полного отсутствия. ПАО отсутствует. Головчатый волосок на тибиотарзусе хорошо выражен, часто сильно расширен, срезан на конце (рис. 72, 12). Сегментация тела

rus oraniensis, 11 — *M. gallicus*, 12 — *Akabosia matsudoensis*, 13 — *Troglopedetes pallidus*; 14, 15 — дист. часть денс и мукро: 14 — *T. sexoculatus*, 15 — *A. matsudoensis*. ч — чешуйка; тр — трихоботрия; с — сетула; ми — микрохета; ма — макрохета; пр — придаток; э — эмподий; м — мукро

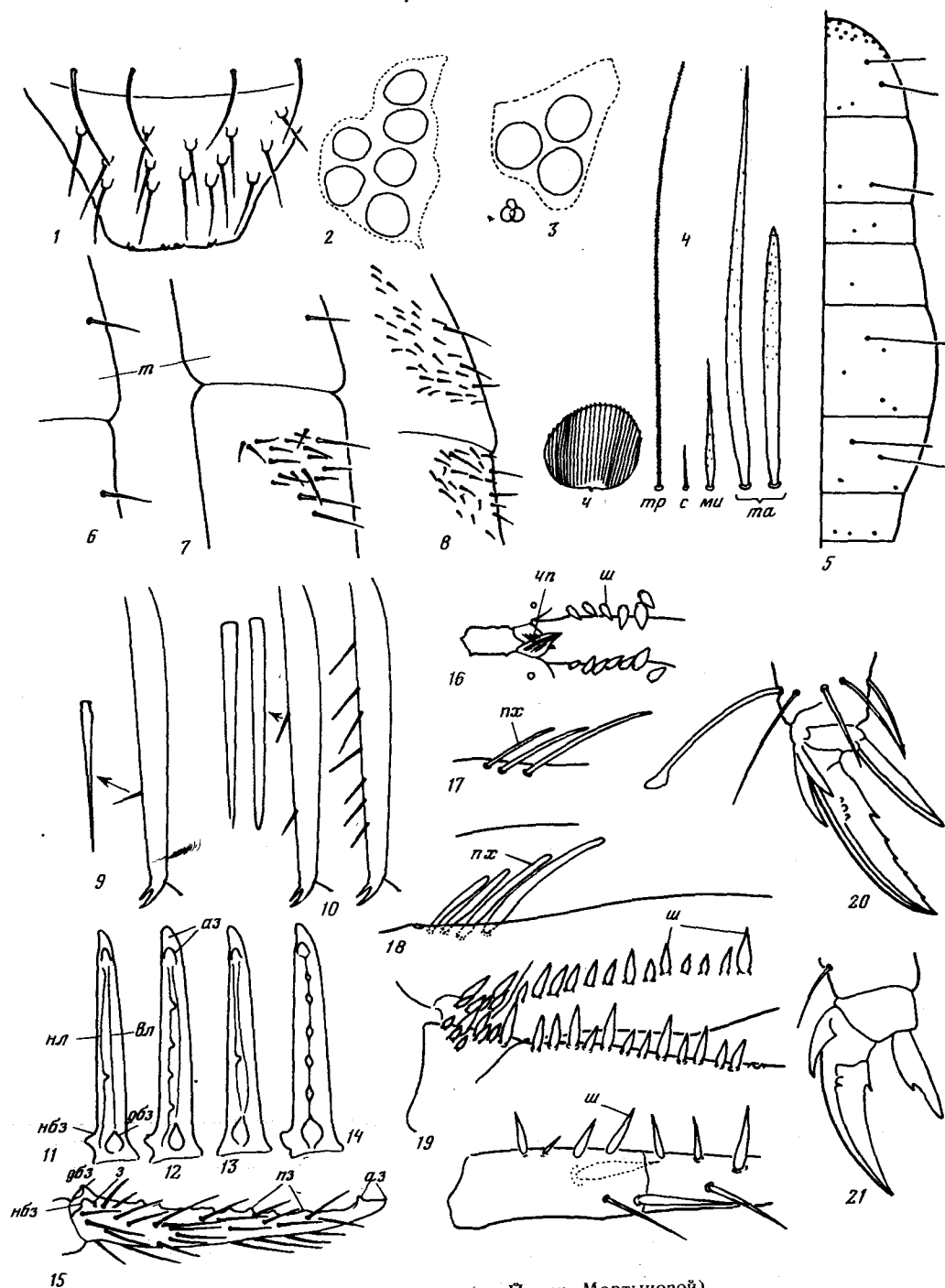


Рис. 73. Сем. Tomoceridae. Детали строения (по Йосии, Мартыновой)

1 — верхняя губа *Plutomurus abchasicus*; 2 — схема расположения глазков; 3 — глазное пятно *Tomolonus reductus*; 4 — хеты и чешуйки; 5 — схема расположения макрохет и трихоботрий у *Plutomurus calionus reductus*; 6—8 — трохантеральный орган: 6 — *Tomocerina orientalis*, 7 — *Arhoenotomurus interpositus*, 8 — *Tomocerina*; 9—10 — трохантеральный орган: 9 — *Tomocerina*, 10 — *Tomolonus abchasicus*; 11—14 — трохантеральный орган (сверху): 11 — *Tomocerina*, 12 — *Tomocerina*, 13 — *Monodontocerus* s. str., 14 — *Pogonognathellus*; 15 — мукро *Tomocerina asiaticus*; 16—19 — базальная часть дена: 16 — *Pogonocerus*, 17 — *Plutomurus baschkiricus*, 18 — *P. belozerovi*, 19 — *Tomolonus reductus*; 20, 21 — мукро: 20 — *Tomocerina baicalensis*, 21 — *Plutomurus kelasuricus*. ч — чешуйка; с — сетула; ми — микрохета; ма — макрохета; тр — трихоботрия; нл и вл — наружная и внутр. ламеллы; нбз и дбз — наружный и дорс. базальные зубцы; з — зубчик; аз и пз — апик. и промежуточные зубцы; т — трохантер; пх — пластинчатая хета; ш — шип

резко гетерономная. Прыгательная вилка длинная, денс цилиндрический, лишь немного сужается к концу, обычно некольчатый (при наличии кольчатости не имеет форму, характерную для *Entomobryidae*), часто с шипами и выростом в апикальной части (рис. 72, 14, 15). Мукро крупный, с несколькими зубцами. Вместе с *Cyphoderidae* и *Entomobryidae* составляет надсемейство *Entomobryoidea*.

При выделении родов традиционно используют признаки: наличие чешуек на теле и строение денс (кольчатость, шипы и апикальный вырост).

Тропическое семейство. В Голарктику заходит несколько родов (Япония, Китай, Ю. Европа, юг С. Америки).

Все представители (исключая в основном пещерный род *Troglopedetes*) — крупные атмобионтные формы с очень длинными конечностями и яркой окраской.

Определительная таблица родов

1. Денс дорсально кольчатый (рис. 72, 15) *Akabosia* Kinoshita, 1919

Типовой вид: *Akabosia matsudoensis* Kinoshita, 1919

8+8 глазков. Имеются только 2 прелабральные хеты. Усики короче тела. Чешуйки на теле отс. Мукро удлинённый, с двумя зубцами, денс с апик. выростом.

Распространение: Япония.

- Денс гладкий (рис. 72, 14) 2

2. Тело без чешуек *Salina* MacGillivray, 1894

Типовой вид: *Salina banksii* MacGillivray, 1894

Усики равны или длиннее тела. Головчатые волоски на тибготарзусах крупные и обычно реснитчатые. Денс с апик. выростом. Генитальное поле самца папиллярного типа.

Распространение: тропический род, в Голарктике — Япония, юг С. Америки.

- Тело с чешуйками 3

3. 8+8 глазков *Callyntrura* Börner, 1906 sensu Yosii, 1959

Типовой вид: *Paronella (Callyntrura) anopla* Börner, 1906

Голохетность. Чешуйки грубо ребристые. Усики длинные, иногда в 2—3 раза больше тела. 4-й чл. ус. некольчатый. 4 прелабральные хеты реснитчатые. Мукро с 2—4 зубцами. Апик. вырост на денс имеется или отс.

Распространение: тропический род, в Голарктике — Япония.

- Без глаз, реже глаза имеются (максимально 7+7)

Troglopedetes Absolon, 1907 sensu Christiansen, Peja et Palacios-Vargas, 1985

Син.: *Cyphoderopsis* Carpenter, 1917; *Troglopedetina* Delamare Deboutteville, 1945; *Dicranocentruga* Wray, 1953; *Trogolaphysa* Mills, 1938

Типовой вид: *Troglopedetes pallidus* Absolon, 1907

Усики короче тела. 4-й чл. ус. иногда кольчатый. Тибготарз. волоски заостренные, реже головчатые (рис. 72, 13). Денс с шипами (рис. 72, 14). Мукро с 4—5 зубцами.

Распространение: космополитный род. В Голарктике — в южных районах (Ю. Европа, Бл. Восток, Ц. Мексика).

СЕМЕЙСТВО TOMOCERIDAE

Крупные, реже средние формы. Усики 4-члениковые, тонкие, обычно очень длинные. Два последних членика разделены на вторичные мутовками хет (рис. 12, 11). 4-й чл. меньше 3-го. Верхняя губа с 4 (реже 6 или 8)/5,5,4 хетами, апикальный край с 4 повернутыми назад шипиками (рис. 73, 1). ПАО, как правило, отсутствует, имеется лишь у ювенильных особей и у половозрелых форм род *Tomolonus*. Глазков 6+6, реже меньше, до 0.

pognathellus flavescens, 17 — *Plutomurus baschkiricus*, 18 — *P. belozerovi*, 19 — *Tomolonus reductus*; 20, 21 — мукро: 20 — *Tomocerina baicalensis*, 21 — *Plutomurus kelasuricus*. ч — чешуйка; с — сетула; ми — микрохета; ма — макрохета; тр — трихоботрия; нл и вл — наружная и внутр. ламеллы; нбз и дбз — наружный и дорс. базальные зубцы; з — зубчик; аз и пз — апик. и промежуточные зубцы; т — трохантер; пх — пластинчатая хета; ш — шип

Ноги покрыты чешуйками. Трохантеральный орган состоит из группы крепких мелких щетинок на заднем вертлуге и заднем бедре, может быть редуцирован либо на вертлуге, либо на обеих частях. На задней стороне тибиятарзуса часто имеются шиповидные хеты (рис. 73, 10). Тибиятарзальный волосок головчатый, реже заострен. Коготок с одной внутренней ламеллой (рис. 73, 20, 21). IV сегмент брюшка близок по размеру к III или меньше. Манубрий дорсально несет хеты и чешуйки, вентрально чешуйки имеются вдоль медиальной линии. Денс цилиндрический, дорсально некольчатый, разделен на три части. Проксимальная и средняя части с внутренней стороны несут (кроме обычных хет и чешуек) шипы. В основании денс у *Pogonognathellus* имеются крупные чешуевидные образования. Мукро удлиннен, покрыт хетами, имеет базальные, дистальные и часто промежуточные зубцы (рис. 73, 15). Генитальное поле самцов многочетинкового типа.

У большого числа видов отмечен половой диморфизм, при котором у самцов удлиняется V сегмент брюшка, а у самок дорсальная лопасть анального отверстия с рядом видоизмененных щетинок.

Базальная хетотаксия состоит в основном из грубо исчерченных округлых чешуек, почти полностью покрывающих все тело, часто в несколько слоев (Mais, 1970). Идио-хетотаксия состоит из макрохет специфической формы, особых микрохет, сетул и трихоботрий (рис. 73, 4). В отличие от *Entomobryoidea* имеют трихоботрии не только на брюшке, но и на груди. Количество трихоботрий с одной стороны: 2, 1, 1, 2 на II и III сегментах груди и на III и IV сегм. брюшка соответственно (рис. 73, 5). При этом только часть трихоботрий брюшка гомологична таковым *Entomobryoidea*.

Ряд признаков — наличие трихоботрий на груди, отсутствие сильной гетерономности сегментации брюшка, разделение цилиндрического денс на части, удлинненный мукро — сближает группу с семейством *Oncopoduridae*, вместе с которым *Tomoceridae* входят в надсемейство *Tomoceroidea* (Szeptycki, 1979).

Предлагаемая система родов и подродов соответствует подразделению Р. Юсии (Yosii, 1956, 1967, 1970). Основные признаки, которые используются при разделении родов и подродов:

- 1) степень развития трохантерального органа;
- 2) наличие длинных пластических хет или чешуевидных придатков на денс;
- 3) наличие ПАО;
- 4) структура мукро: количество дорсальных ламелл, наличие наружного базального зубца.

Основное видовое разнообразие семейства — в южных частях Голарктики.

Определительная таблица родов и подродов

1. Денс без длинных пластинчатых хет в базальной части 2
- Денс в базальной части с несколькими пластинчатыми хетами (рис. 73, 17, 18) 5
2. Глазков 6+6 3
- Глаза отс. 4
3. Базальный участок денс с внутр. стороны с чешуевидным придатком (рис. 73, 16). Мукро с 1 дорс. ламеллой (рис. 73, 14) *Pogonognathellus* Paclt, 1944

Син.: *Pogonognathus* Börner, 1908 nec Agassiz, 1846; *Architomocera* Denis, 1931

Типовой вид: *Podura plumbea* Linnaeus, 1758

Микрохеты обильно окружают макрохеты, но отс. вокруг трихоботрий. ПАО отс. Максилла часто несет бородавчатый вырост. Трохантеральный орган 3-й пары ног не развит (рис. 73, 6). На тибиятарзусе 3-й пары ног, реже на всех ногах, притупленные хеты имеются (рис. 73, 10). Тибиятарз. волоски головчатые. Дорс. базальный зубец мукро иногда с шипиком. Часто наблюдается половой диморфизм.

Распространение: голарктический род; в СССР — по всей территории.

- Денс проксимально без чешуевидного придатка. Мукро с 2 дорс. ламеллами (рис. 73, 11—13) *Tomocerus* Nicolet [1842]

Типовой вид: *Macrotoma minor* Lubbock, 1862

Вокруг макрохет и трихоботрий микрохеты обычно отс., максиллы без бородавчатого выроста. ПАО отс. Тибиятарз. волоски головчатые. Трохантеральный орган 3-й пары ног не развит.

Род делится на несколько подродов:

- a. Наружный базальный зубец мукро отс. (рис. 73, 13) подрод *Monodontocerus* Yosii, 1955

Типовой вид: *Monodontocerus modificatus* Yosii, 1955

Притупленные и утолщенные хеты на тибиятарз. имеются. Единственный представитель — обитатель пещер.

Распространение: Япония.

- Наружный базальный зубец мукро имеется (рис. 73, 11, 12) 6

- b. Наружный базальный зубец мукро с маленьким шипиком (рис. 73, 12) подрод *Tomocerus* s. str. Nicolet [1842]

Син.: *Eutomocerus* Yosii, 1955

Размер более 2 мм. Притупленные расширенные хеты имеются на тибиятарз. всех пар ног, реже только на 3-й паре (рис. 73, 10).

Распространение: Голарктика; в СССР — по всей территории.

- Наружный базальный зубец мукро без маленького шипика (рис. 73, 11) подрод *Tomocera* Yosii, 1955

Типовой вид: *Tomocerus minutus* Tullberg, 1876

Размер обычно меньше 2 мм. Тибиятарзус 3-й пары ног часто несет крупную хету, но притупленные хеты отс. (рис. 73, 9). Часто наблюдается половой диморфизм.

Распространение: голарктический подрод; в СССР — по всей территории, в европейской части обычно в горах и сев. районах.

4. Трохантеральный орган 3-й пары ног развит, по крайней мере, на бедре (рис. 73, 7, 8) *Lethemurus* Yosii, 1970

Типовой вид: *Tomocerus (Tritomurus) missus* Mills, 1949

На тибиятарз. 3-й пары ног расширенные притупленные хеты имеются, тибиятарз. волоски заострены. Пещерные формы.

Распространение: Япония, С. Америка.

- Трохантеральный орган на 3-й паре ног не развит *Tritomurus* Frauenfeld, 1854

Типовой вид: *Tritomurus scutellatus* Frauenfeld, 1854

Тибиятарз. волоски заострены. Пещерные формы.

Распространение: Ц. Европа.

5. Трохантеральный орган развит на вертлугах и бедрах (состоит из многих хет) (рис. 73, 8) *Plutomurus* Yosii, 1956

Типовой вид: *Tritomurus riugadoensis* Yosii, 1939

Глазков от 6+6 до 0. Количество прелабральных хет варьирует от 4 до 8. Притупленные хеты — (2) имеются лишь на тибиятарз. 3-й пары ног. Мукро с 2 дорс. ламеллами. Наружный базальный зубец мукро часто отс. Тибиятарз. волоски заостренные или головчатые. Половой диморфизм отс. Подавляющее большинство видов — обитатели пещер.

Распространение: голарктический род; основное видовое разнообразие в В. Азии; в СССР — Сахалин, Кавказ, Ю. Урал.

- Трохантеральный орган развит на бедре, но отс. (имеется лишь 1 хета) на вертлуге (рис. 73, 7) 6

6. ПАО имеется у половозрелых особей (рис. 73, 3) *Tomolonus* Mills, 1949

Типовой вид: *Tomolonus reductus* Mills, 1949

У единственного вида рода: 3+3 глазка, в основании денс имеются крупные хеты, мукро с 2 ламеллами и 1 базальным зубцом (рис. 73, 19).

Распространение: С. Америка (Калифорния).

- У половозрелых особей ПАО отс. *Aphaenomurus* Yosii, 1956

Типовой вид: *Aphaenomurus interpositus* Yosii, 1956

У единственного вида рода: 6+6 глазков, мукро с 2 базальными зубцами и 2 дорс. ламеллами.

Распространение: Япония, п-ов Корея.

Средние, реже мелкие чешуйчатые формы. Базальная хетотаксия состоит из округлых гиалиновых чешуек, обильно покрывающих все тело. Трихоботрии имеются на II и III сегментах груди и на III и IV сегментах брюшка. У исследованных видов нет на краю верхней губы повернутых назад шипиков. Усики 4-члениковые, не имеют вторичной кольчатости. 4-й членик обычно с сильно расширенными сенсиллами, гладкими или гроздевидными (рис. 74, 9). Глаза обычно отсутствуют. У большинства видов ПАО имеется, цельный или в виде розетки (рис. 74, 2—4). Коготок часто несет заметный боковой шип, эмподий ланцетовидный, не имеет крупного зубца на наружном крае (рис. 74, 1). Тибиотарзальный волосок расположен необычно — в средней части тибно-тарзуса.

Денс цилиндрический, разделен на части, несет большое количество своеобразных чешуй, шипов, реснитчатых придатков. Мукро удлинненный, обычно без хет, редко имеется небольшое число утолщенных хет (рис. 74, 6—8). IV сегмент брюшка близок по размеру к III. Вместе с Tomoceridae входит в надсемейство Tomoceroidea.

Семейство распространено в тропиках и субтропиках, в Голарктике отмечается в южных районах. Большинство видов — обитатели пещер.

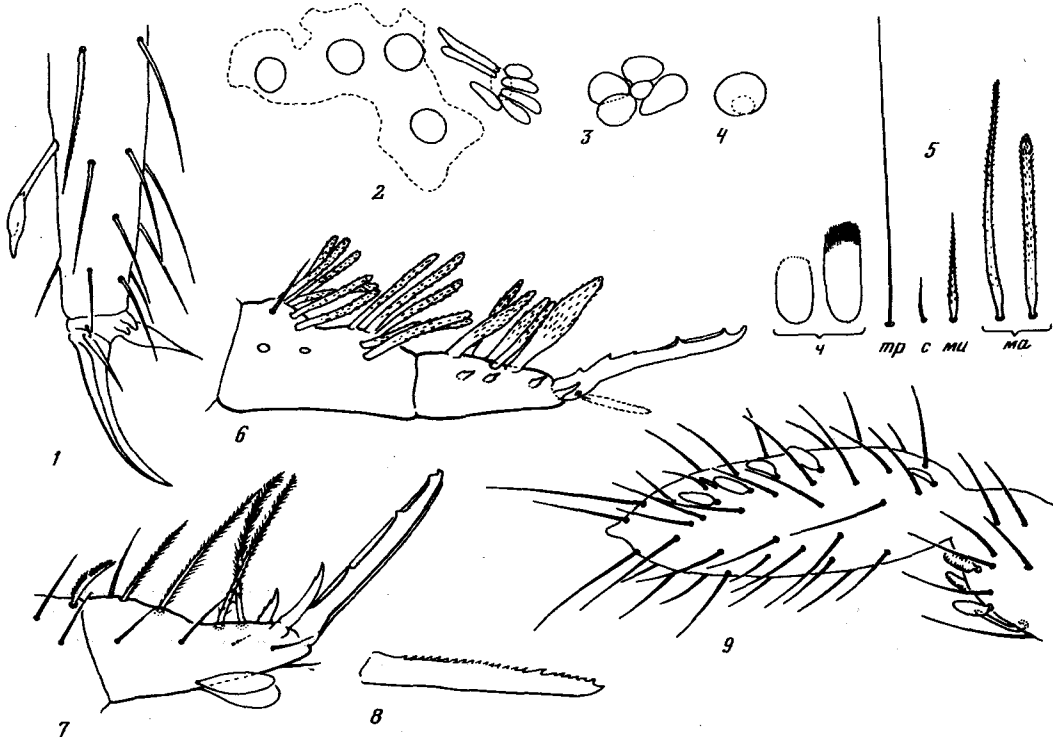


Рис. 74. Сем. Oncopoduridae. Детали строения (по Йосин, Стаху и ориг.)

1, 7, 9 — *Oncopodura cavernarum*: 1 — апик. часть ноги, 7 — прыг. вилка, 9 — дист. часть усика; 2, 6 — *Harlomillsia oculata*: 2 — глазное пятно и ПАО, 6 — прыг. вилка; 3, 4 — варианты ПАО *Oncopodura*; 5 — хеты и чешуйки *Oncopodura* sp.; 8 — мукро *O. kuramotoi*. ч — чешуйки; тр — трихоботрии; с — сетулы; ми — микрохеты; ма — макрохеты

Определительная таблица родов

1. Глаза и пигмент отс. *Oncopodura* Carl et Lebedinsky, 1905

Син.: *Cyphoderellopsis* Yosii, 1939.

Типовой вид: *Oncopodura hamata* Carl et Lebedinsky, 1905

ПАО развит, цельный или в виде розетки, иногда отс. (рис. 74, 3, 4). На денс имеется несколько реснитчатых утолщенных хет, шипов, чешуй. Хеты на мукро имеются или отс. (рис. 74, 7, 8). Большинство видов — обитатели пещер.

Распространение: Космополитный род; в СССР — Крым, Кавказ.

- Глаза и пигмент имеются (рис. 74, 2) *Harlomillsia* Bonet, 1944

Син.: *Millsia* Bonet, 1943 non Womersley, 1942

Типовой вид: *Oncopodura oculata* Mills, 1937

ПАО хорошо развит, асимметричен (рис. 74, 2). У типового вида денс несет реснитчатые хеты, мукро с 2 расширенными хетами (рис. 74, 6).

Распространение: С. Америка, Япония.

ПОДОТРЯД METAXYPLEONA

(Сост. А. Б. Бабенко)

СЕМЕЙСТВО PODURIDAE

Подотряд включает одно семейство Poduridae, единственный род которого характеризуется как примитивными чертами организации (хорошо развита передняя грудь, простое строение кутикулы, вентральной трубки, зацепки, ротового аппарата), так и некоторыми апоморфными признаками, сближающими его с «высшими» ногохвостками, такими как Symphypleona и Neelipleona (Moen, Ellis, 1984). В семействе один род.

Род *Podura* Linnaeus, 1758

Син.: *Hydropodura* Börner, 1901

Типовой вид: *Podura aquatica* Linnaeus, 1758

Пигмент развит, интенсивный. Голова расположена гипогнатически. Дорс. хетотаксия очень своеобразная: на груди и I—III сегм. бр. хеты расположены в один ряд, на IV—VI сегм., кроме того, имеется небольшое число дополнительных латер. хет (рис. 75, 2). Хеты не дифференцированы, лишь у ювенильных особей имеется латерально по одной крупной хете с каждой стороны (вероятно, сенсорная). Рот. аппарат грызущего типа. На внешней лопасти максиллы I сублоб. волосок. Верхняя губа с 5, 5 и 4 хетами. АО простой, обычного строения. Сенсиллы на 4-м чл. ус. слабо дифференцированы, лишь апикально несколько микросенсилл. 8+8 глазков, между глазками А и В — шиповидный вырост (рис. 75, 3). ПАО отс. На ногах имеются: вырост на предкоксах и «овальный орган», гомологичные, видимо, таковым у некоторых Symphypleona (Moen, Ellis, 1984). Коготок тонкий, длинный, с небольшим внутр. зубцом. Тибиотарз. волоски слабо дифференцированы, не головчатые. Вентр. трубка с 4—5+4—5 хетами, зацепка без хет на основании и с 4+4 зубцами (рис. 75, 5). Прыг. вилка длинная, в сложенном состоянии достигает оснований 3-й пары ног. Денс дуговидно изогнут (рис. 75, 1), в дист. части ясно кольчатый (рис. 75, 4), дорсально с 17 хетами. Мукро крупный, с широкими ламеллами (рис. 75, 4), без хеты. Ан. шипы отс. На поверхности воды. Распространение: голарктический монотипический род; в СССР — по всей территории.

ПОДОТРЯД NEELIPLEONA

(Сост. С. К. Стебаева)

СЕМЕЙСТВО NEELIDAE

Очень мелкие, 0,2—0,7 мм. Без пигмента, желтоватые, желтовато-бурые. Кутикула, кроме первичных и вторичных гранул, инкрустирована многолучевыми «звездообразными» структурами, плоскими или куполовидными. Трихоботрии, глаза, ПАО отсутствуют, АО имеется. Голова крупная, усики короткие, не более 1/2 длины головы, 3-й и 4-й членики разделены (*Neelus*, *Neelides*) или слиты (*Megalothorax*) (рис. 76, 1—3).

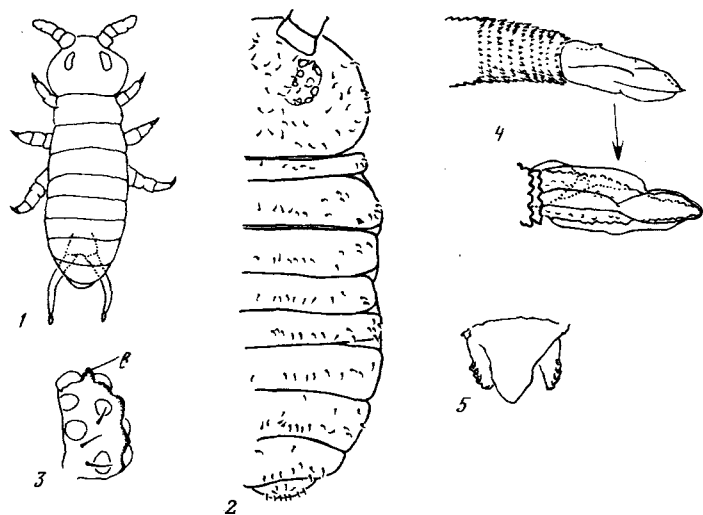


Рис. 75. Сем. Poduridae. Детали строения *Podura aquatica* (по Моену и Эллису, Фьелльбергу)
1 — вид сверху; 2 — хетотаксия; 3 — глазное пятно; 4 — дист. часть прыг. вилки; 5 — зацепка, 6 — шиповидный вырост

4-й членик усика с дифференцированными сенсиллами, иногда 1 из них значительно крупнее остальных (рис. 76, 4, 5). Верхняя губа с 2 рядами хет (г, R), с бахромчатым или гладким краем (рис. 76, 6—8). Ротовой аппарат жующего типа. Грудь относительно большая, отчетливо различим лишь I сегмент груди, иногда II, остальные сегменты тела слиты в одну массу. Брюшко с заметными швами между V и VI сегментами, но аногенитальные сегменты не образуют малого брюшка, как у *Symphyleona*. Тело с более или менее хорошо развитыми сенсорными полями, часто окруженными специализированными хетами. Апикальный вентральный отросток манубрия и базальный отросток денс образуют добавочное сочленение этих частей вилки (рис. 76, 11, 12). Денс разделен на 2 участка, иногда нечетко; кроме обычных хет, на денс часто имеются шипы. Мукро длинный, прямой, с гладкими или зубчатыми краями. Самки без анальных придатков. Трахеи отсутствуют.

Определительная таблица родов

1. 4-й чл. ус. слит с 3-м (рис. 76, 3, 4). Вентр. трубка без лопасти на задней поверхности (рис. 76, 13). Манубриальный суставчатый отросток выпуклый или шишковатый (рис. 76, 11) **Megalothorax** Willem, 1900

Син.: *Amerus* Collings et Shoebotham, 1909

Типовой вид: *Megalothorax minimus* Willem, 1900

Очень мелкие, 0,2—0,5 мм. Белые или желтоватые, с диффузным коричневым или красноватым пигментом. Покров тонко гранулирован. Сенс. поля хорошо развиты, расположены на голове, гр. и IV сегм. бр. (рис. 76, 13). 4-й чл. ус., кроме обычных хет, с несколькими сенсиллами, субапик. более толстая и длинная. Верхняя губа с сильно изогнутыми R-хетами, без бахромы на дист. конце (рис. 76, 8). Коготок без внутр. зубцов, с 1 парой латер. зубцов и тонким, длинным, шипообразным базальным отростком (рис. 76, 10). Эмподий без зубцов, с базальным выростом. Зацепка обычно с 3+3 зубцами, редко с 4+4.

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

— 4-й чл. ус. отделен от 3-го чл. (рис. 76, 1—2, 5). Вентр. трубка с лопастью на задней поверхности или без нее. Манубриальный суставчатый отросток вогнутый или выпуклый (рис. 76, 11, 12) 2

2. 4-й чл. ус. значительно уже 3-го чл. (рис. 76, 2). Сенс. поля слабо развиты на груди и отс. на бр. (рис. 76, 14). Верхняя губа с прямыми или слабо изогнутыми R-хетами

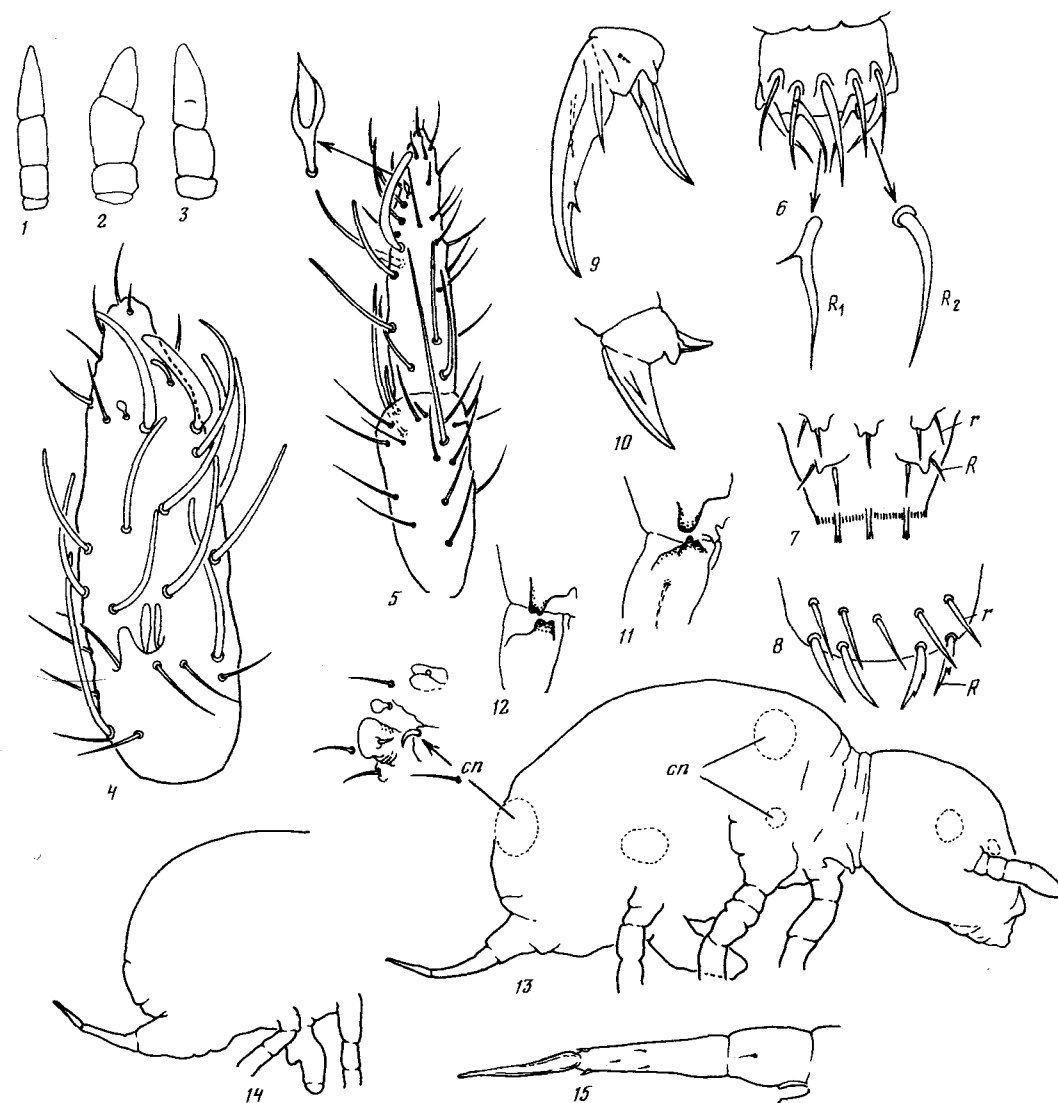


Рис. 76. Сем. Neelidae. Детали строения (по Даллаи, Деламар Дебуттвиллю и Массу, Массу, и Ванье, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру)

1—3 — общий вид усика (схема): 1 — *Neelus*, 2 — *Neelides*, 3 — *Megalothorax*; 4, 5 — 3-й и 4-й чл. ус.: 4 — *M. minimus*, 5 — *Neelus murinus*; 6—8 — верхняя губа: 6 — *Neelus murinus*, 7 — *Neelides* (схема); 8 — *Megalothorax* (схема); 9—10 — коготки: 9 — *Neelus murinus*, 10 — *M. minimus*; 11, 12 — манубриальный суставчатый отросток: 11 — *M. gabonensis*, 12 — *Neelides*; 13 — расположение сенсорных полей (*Megalothorax minimus*); 14 — брюшко *Neelides folsomi*; 15 — вентр. поверхность прыг. вилки *Megalothorax minimus*. *сп* — сенсорное поле

и бахромчатым краем (рис. 76, 7). Вентр. трубка с явной или плохо различимой лопастью на задней поверхности. Манубриальный суставчатый отросток вогнутый (рис. 76, 12) **Neelides** Caroli, 1912

Типовой вид: *Neelides folsomi* Caroli, 1912

Мелкие, 0,3—0,4 мм. Окраска от серо-голубой до желто-коричневой. Ноги, вентр. сторона тела и прыг. вилка не пигментированы. Типовой вид с характерным продольным дорс. гребнем вдоль гр. и части бр. Типичные сенс. поля отс., но на их месте имеются хетообразные элементы с округлой вершиной. Вблизи каждого из них на околохетозном валике имеется отверстие железы. Кутикула

гранулирована. Коготок с 1—2 латер. зубцами, иногда с крупным внутр. зубцом. Вентр. трубка с лопастью на задней поверхности только у типового вида и *N. minutus*, у др. видов рода — без нее. Зацепка с 2+2 зубцами.

Распространение: голарктический род; в СССР — по всей европейской части, кроме сев. районов.

— 4-й чл. ус., равен по ширине 3-му (рис. 76, 1, 5). Сенс. поля на гр. и бр. хорошо развиты. Верхняя губа с раздвоенными R_1 -хетами, без бахромчатого края (рис. 76, 6). Вентр. трубка с лопастью на задней поверхности (рис. 76, 14). Манубриальный суставчатый отросток выпуклый (как на рис. 76, 11) *Neelus* Folsom, 1896

Типовой вид: *Neelus murinus* Folsom, 1896

Мелкие, 0,2—0,7 мм. Желтоватые, с рассеянным красноватым пигментом на голове и теле. 4-й чл. ус. с 1 крупной (субапик.) и 7(8) более тонкими сенсиллами. Кутикула тонко гранулирована. Хеты на теле редкие и короткие, длиннее только на верхней губе, аногенитальных сегм., ногах, ус. Коготок с 1—2 внутр. зубцами и парой базальных удлиненных латер. зубцов. Эмподий без базального выроста. Манубриальный суставчатый отросток короткий, выпуклый, с небольшой медианной шишкой. Мукро прямой, с зазубренными краями. Зацепка с 3+3 зубцами.

Распространение: голарктический род.

СЕМЕЙСТВО MACKENZIELLIDAE

Род *Mackenziella* Hammer, 1953

Типовой вид: *Mackenziella psocoides* Hammer, 1953

Мелкие, 0,28 мм. Тело овальное, плоское (рис. 30, 6). Сегм. гр. разделены, II—V сегм. бр. слиты: II—III частично, IV—V полностью. На границе V и VI сегм. бр. имеются 2 округлые железы. Глазков 6+6, они разной величины. АО и ПАО отс. Ус. длиннее головы. 3-й чл. ус. с выступом в средней части, с длинной изогнутой хетой. 4-й чл. ус. с дольчатой апик. везикулой и 4—5 сенсиллами. Прыг. вилка хорошо развита, но очень короткая. Мукро прямой, закруглен на вершине, с широкой ламеллой с дорс. стороны. Зацепка с 4+4 зубцами. Вентр. трубка без тяжей, в виде двух округлых лопастей. Грануляция кутикулы крупная. Характерна олигохетность, задняя часть бр. с длинными тонкими хетами. По наличию желез сближается с *Neelidae*.

Распространение: С. Америка (Канада), Норвегия.

ПОДОТРЯД SYMPHYPLEONA

(Сост. С. К. Стебаева)

Тело шаровидное или округлое (рис. 29, 30, 1, 2). Глаза обычно имеются, у большинства 8+8 глазков, могут частично или полностью редуцироваться. Голова гипогнатическая. Для *Vesicephalus*, *Lipothrix*, *Neosminthurus* характерны мембранозные межглазничные бугорки с б. м. гладкой поверхностью, у *Sphyrotheca* они гранулированы. Усики обычно длиннее диагонали головы, почти всегда 4-члениковые, 5-члениковые только у *Dicyrtomina trukana* из-за вторичного деления 1-го членика. У некоторых 4-й членик усика, а иногда и дистальная часть 3-го чл. поделены на вторичные членики. Различают 3 типа сегментации усиков: 1) у *Dicyrtomidae* 4-чл. ус. значительно короче 3-го (рис. 82, 4); 2) у *Papirinus* 2-й чл. ус. больше 3-го, 3-й чл. больше или равен 4-му чл. (рис. 82, 7); 3) у всех остальных слитнобрюхих длина члеников усика увеличивается к 4-му чл. (рис. 82, 3, 8, 10). АО на 3-м членике усика простого строения, состоит из 2 палочковидных сенсилл, у большинства в отдельных углублениях. У *Sminthurus* и *Allasma* сенсиллы размещены в одном глубоком кармане и открываются на поверхность треугольным отверстием, редко оно отсутствует. У многих *Katiannidae* в средней части 3-го чл. ус. имеется простая или поделенная округлая папилла. Типичный ПАО отсутствует, но у некоторых (*Sminthurus*, *Spatulosminthurus*, *Allasma*) имеется его гомолог — постантенная щетинка (рис. 13, 8). Границы грудных сегментов видны с дорсальной стороны или отсутствуют. Первые 4 сегмента брюшка слиты с грудью в так называемое большое брюшко. Последние 2

сегмента брюшка — аногенитальные, образуют так называемое брюшко. Они либо отделены от большого бр. швом и нередко выдвинуты, либо частично слиты с ним и плохо обособлены. У самок, кроме *Sminthuridae*, субапикально от анального отверстия располагаются парные анальные придатки разнообразной формы (рис. 78, 3, 20). Следует учитывать, что они не выражены на первой ювенильной стадии и их форма меняется вплоть до достижения половой зрелости, а у взрослых *Bourletielidae* — в период между размножением (при «нейтрализации» рис. 18, 6—11).

Обычно тело покрыто тонкими хетами. Некоторые хеты модифицируются в шипики либо в макрохеты (шероховатые, зубчатые, пузыревидные, палочковидные). Их вершина может быть заостренной либо притупленной или расширенной (*Papirinus*, *Vesicephalus* и др.). Часто разные участки тела имеют неодинаковый хетом. Тело сминтурид обычно несет 4 пары трихоботрий¹, их основание окружено куполовидным возвышением. Расположение трихоботрий специфично для семейств, иногда родов. Трихоботрии *A*, *B*, *C* расположены на большом брюшке, трихоботрия *D* — на V сегменте брюшка. Когда V сегмент брюшка слит с большим брюшком, трихоботрия *D* находится на нем. Иногда имеется дополнительная трихоботрия *E*. Основные положения трихоботрий (рис. 77, 10—16): 1) треугольное — *B* выше линии *A—C*; 2) линейное — с *A*, *B*, *C* в одну линию; 3) инвертированное — с трихоботрией *B* ниже линии *A—C*; 4) «дициртомоеидное», инвертированное — с *B* и *C* рядом и *A* на куполовидном бугорке. Отдельные трихоботрии, кроме *C*, могут иногда отсутствовать. Трихоботрии слитнобрюхих в общем виде цилиндрические и тонкие (рис. 77, 17, 18). У *Papirinus*, *Neosminthurus* и *Lipothrix* трихоботрия *C* гибкая и извитая; у *Sminthuridae* (кроме *Sphaeridia*) трихоботрии *A*, *B*, *C* короткие, зачаточного типа; у *Austrosminthurus mirabilis* трихоботрия *D* толстая, массивная, покрыта мелкими ресничками; у *Collophora* — на вершине головчато утолщенная (рис. 77, 19, 20). Типичный вид трихоботрии приобретают лишь со второй стадии.

В диагностике ряда групп в последнее время используются неосминтуроидные хеты. Все *Sminthuridae* линии *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus* и *Sphyrotheca* имеют 1 пару неосминоидных хет по бокам «фуркального» сегмента брюшка в основании прыгательной вилки. Обычно это удлиненные хеты, покрытые мелкими шипиками, иногда перовидными (рис. 78, 1, 2). Реже это одна маленькая заостренная хета 1/20 длины обычных хет, свободная. Как правило, неосминтуроидные хеты не выражены на первой ювенильной стадии. Часть *Katiannidae* с простыми усиками (*Sminthurinus*, *Stenognathellus*) имеют удлиненные и загнутые неосминтуроидные хеты с длинной свободной частью. У *Sminthurinus tuberculatus* с неосминтуроидными хетами с удлиненным основанием гомологизируют четыре пары шипиков в основании прыгательной вилки (рис. 78, 3). Шипик лежит в ямке и широким основанием сростается с ней. Сходные образования имеются у *Calvatomina*.

Расположение и форма хет на анальных лопастях вблизи ануса учитываются в таксономии. Особенно важна непарная медиальная хета (a_0) на дорсальной лопасти (вальве) самки и окружающие анус циркуманальные хеты, часто расширенные в основании или разветвленные. Часть из них расположена на дорсальной, часть — на боковых лопастях вблизи ануса (рис. 78, 3; 17, 10).

Хеты «железистых» полей и железы встречаются у *Symphyleona* в двух вариантах: у *Papirinus* хеты с секретной секрецией рассеяны по всему телу, но железы не отмечены. У видов рода *Allasma* имеются 2 железы по заднему краю большого брюшка. У некоторых из них (*A. fusca* и *A. koreana*) железа имеет вид решетчатого диска, расположенного на уровне покровов, у других выступает над поверхностью. Массу и Ванье (*Massoud, Vapnier*, 1965) отмечали у живых *Dicyrtomidae* и других форм наличие удлиненных палочковидных ломких структур (*baguettes* — фр.) по заднему краю большого брюшка, на малом брюшке, на затылке и лбе, на 2—3-м члениках усика и на тиботарзусах. Эти структуры на большом брюшке характеризуются значительной секрецией. Нередко их называют

¹ Часть авторов (*Richards*, 1968; *Massoud, Ellis*, 1977) называют трихоботрии *Symphyleona* боотрихиями. Учитывая разнообразие форм и типа прикрепления трихоботрий у слитнобрюхих, мы пользуемся вслед за Бешем (*Betsch*, 1980) более общим названием — трихоботрии.

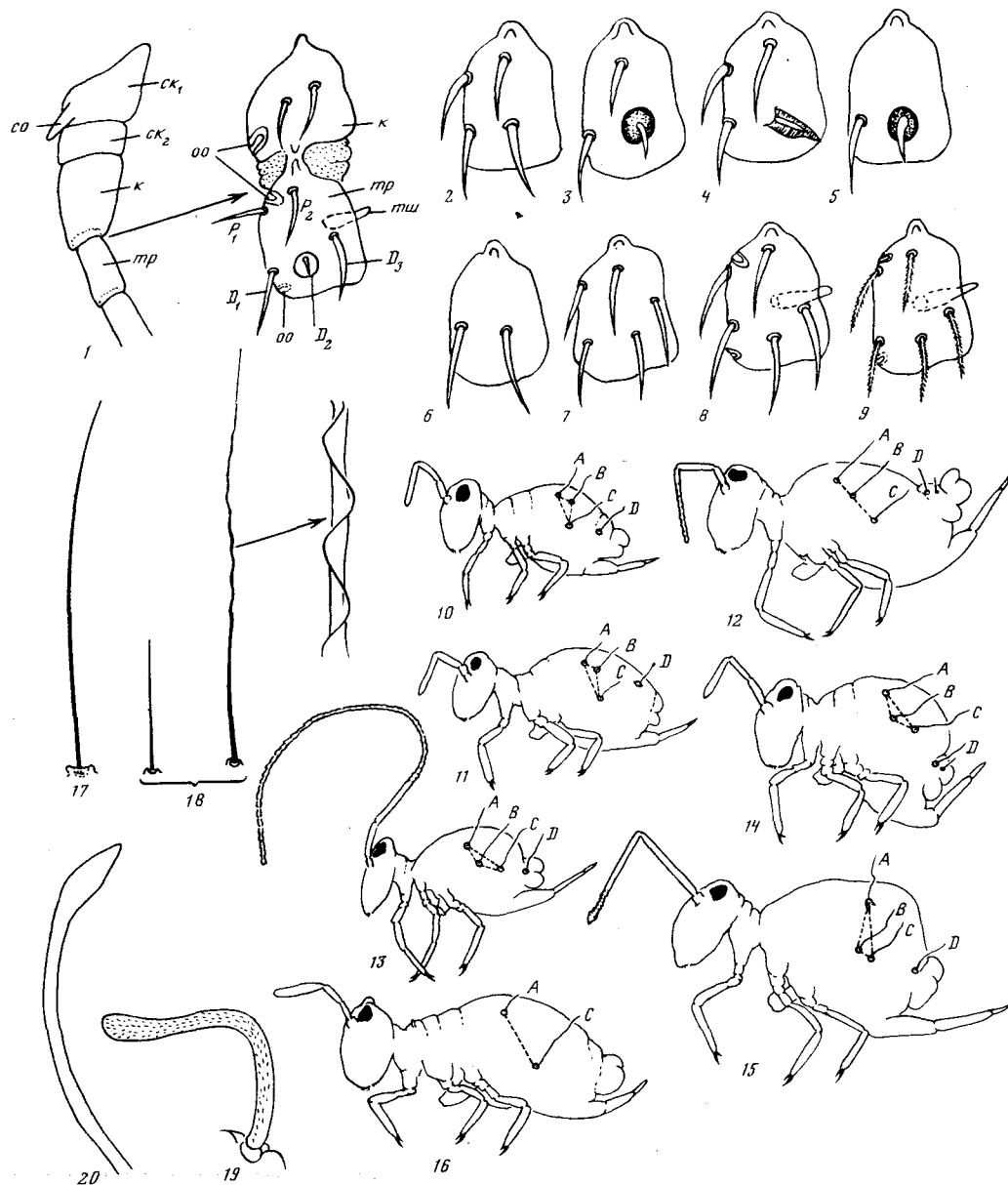


Рис. 77. Подотр. Symphypleona. Детали строения (по Бешу, Ричардсу)

1—9 — детали ног: 1 — кокса и трохантер (схема), 2—9 — трохантер 3-й пары ног (2 — Sminthurides, 3 — Katiannidae, 4 — Arrhopalites, 5 — Collophora, 6 — Sphaeridia, 7 — Dicyrtomidae, 8 — Sminthuridae (кроме Allacma, Sminthurus), 9 — Allacma; 10—16 — расположение трихоботрий (A, B, C, D): 10, 11 — треугольное (10 — Sminthurinus, 11 — Collophora), 12 — линейное (Bourletiella), 13, 14 — инвертированное (13 — Temeritas; 14 — Sphaeridia); 15 — инвертированное «дидертомидное» у Dicyrtomidae, 16 — с редукцией некоторых трихоботрий (Neosminthurus); 17—20 — трихоботрии: 17 — типичная (Sminthurus), 18 — Jeannenotia stachi, 19 — Austrosminthurus mirabilis, 20 — Collophora. к — кокса; tr — трохантер; co — суб-коксальный отросток; oo — овальные органы; tsh — трохантеральный шип; ск₁, ск₂ — субкокссы 1, 2

«сенсиллы в ямках» (sensilles fosette — фр.). Такие сенсиллы имеют вид удлиненных хет, притупленных или срезаемых. Основание хеты вытянуто по длине гладкой ямки (рис. 78, 4).

У самцов Sminthuridae на 1-м или 3-м сегментах груди имеются округлые пузырьки, не выступающие над покровом. В сем. Sminthuridae у родов Neosminthurus, Lipothrix, Parasphyrotheca имеются пальцевидные везикулы на II сегменте груди.

«Овальные» органы располагаются обычно на ногах, малом брюшке. Их роль неизвестна, возможно секреторная (Betsch, 1980). Они имеют вид широкого кармана или маленькой ямки, иногда с внутренним шипом. «Овальные» органы есть у Sminthuridae, Papirinus, Sminthuridae, Bourletiellidae (рис. 77, 1).

Кокса и вертлуги (трохантеры) 3-й пары ног слитнобрюхих имеют характерную форму и несут обычные или модифицированные хеты (рис. 77, 2—9). Одна из хет (D₂) может модифицироваться в трохантеральный орган (рис. 77, 3—5) и иметь вид небольшого или резко увеличенного шипа в круглой или треугольной ямке. У некоторых имеется трохантеральный шип между хетами P и D рядов (Allacma и др.) и субкоксальный шипообразный отросток (рис. 77, 9). Тибготарзусы с внешней стороны у многих с головчатыми или шпательевидными волосками, а в базальной части — с овальными органами. Внутренняя поверхность тибготарзусов 3-й пары у большинства Sminthuridae с тибготарзальным органом из 2 пузырьковидных образований и 1 защитной хеты, часто пластинчато расширенной или расщепленной (рис. 83, 1). У Dicyrtomidae, Bourletiellidae, Papirinus на внутренней стороне тибготарзусов 3-й пары ног располагаются зазубренные, срезаемые или изогнутые модифицированные хеты (рис. 84, 3, 9, 10).

Коготок часто с туникой и крыловидными ламеллами, прилегающими к нему латерально или дорсолатерально. Эмподий на конце либо с простой субапикальной щетинкой, либо с расщепленными или сильно удлиненными филламентом, у некоторых с крупной грануляцией в основании.

Прыгательная вилка развита у всех Symphypleona. Мукро гипотетического предка по Ричардсу (Richards, 1968) изображено на рис. 81, 1. Различают: основание (пятку — heel), стержневую часть (gachis), боковые части — ламеллы (внутреннюю и 2 внешние). В основании мукро может располагаться мукрональная хета. Форма мукро варьирует в зависимости от условий обитания, при этом меняется как число ламелл, так и очертания их края. Внутренние ламеллы мукро имеют тенденцию сливаться в одну пластинку, слабо отделенную от основания. У многих Bourletiellidae мукро корытообразно, с гладкими или слегка волнистыми краями, при этом стержневая часть совсем не просматривается (рис. 81, 10). В формуле хет на вентральной стороне денс'указано число хет в поперечных рядах, начиная от основания мукро, точками в формуле обозначают пропуск хет. У Arrhopalitidae денс несет шипы, у Dicyrtomidae и др. — зазубренные шиповидные хеты.

Зацепка (рис. 79, 8—12) может быть снабжена 2—3 зубцами и базальным пальцевидным выростом, либо только 3 зубцами (часть Sminthuridae, Rastriopes, Bourletiellidae, Vesicephalus). Пальцевидный вырост также включается в общую формулу зубцов (Betsch, 1980).

Вентральная трубка наиболее просто устроена у гигрофильных Sminthuridae, у остальных имеет длинные выпячивающиеся тяжи (рис. 79, 1—7). Для ряда форм (Sminthurides, Bourletiella, Pseudobourletiella, Zebulonia и др.) отмечен половой диморфизм, иногда с явлениями эпитокии (см. общую часть); для части Bourletiellidae характерна облигатная или факультативная нейтрализация вторично половых признаков (рис. 18, 6—11).

Филогенетическая связь Symphypleona с другими группами Collembola, статус и число крупных таксонов в подотряде неоднократно пересматривались. Страх (Stach, 1957), обособлял 3 семейства: Neelidae, Dicyrtomidae, Sminthuridae (с 5 трибами). Ричардс (Richards, 1968) всех слитнобрюхих, кроме Neelidae, относил к одному семейству — Sminthuridae, выделяя в нем 4 подсемейства. Эта система подразделений использована в ряде определителей (Christiansen, Bellinger, 1980; Fjellberg, 1980; Мартынова, 1986). Мы придерживаемся системы Беша (Betsch, 1980), повысившего

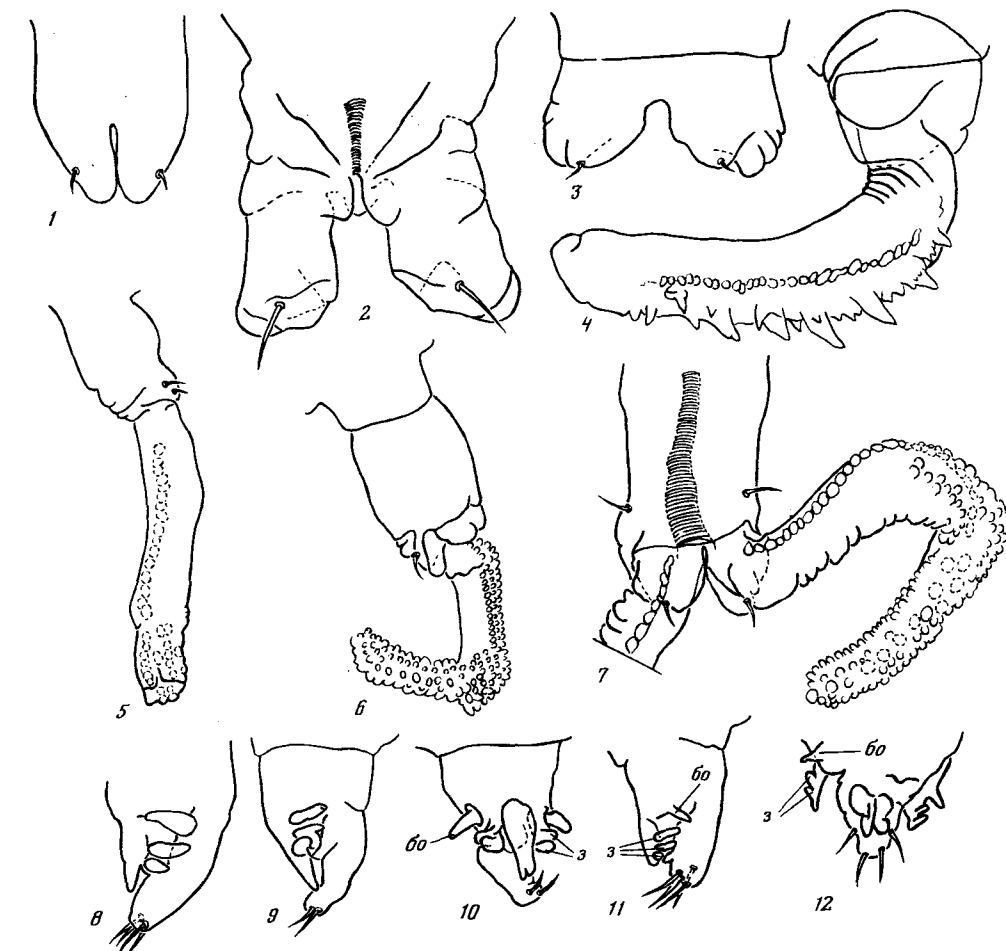
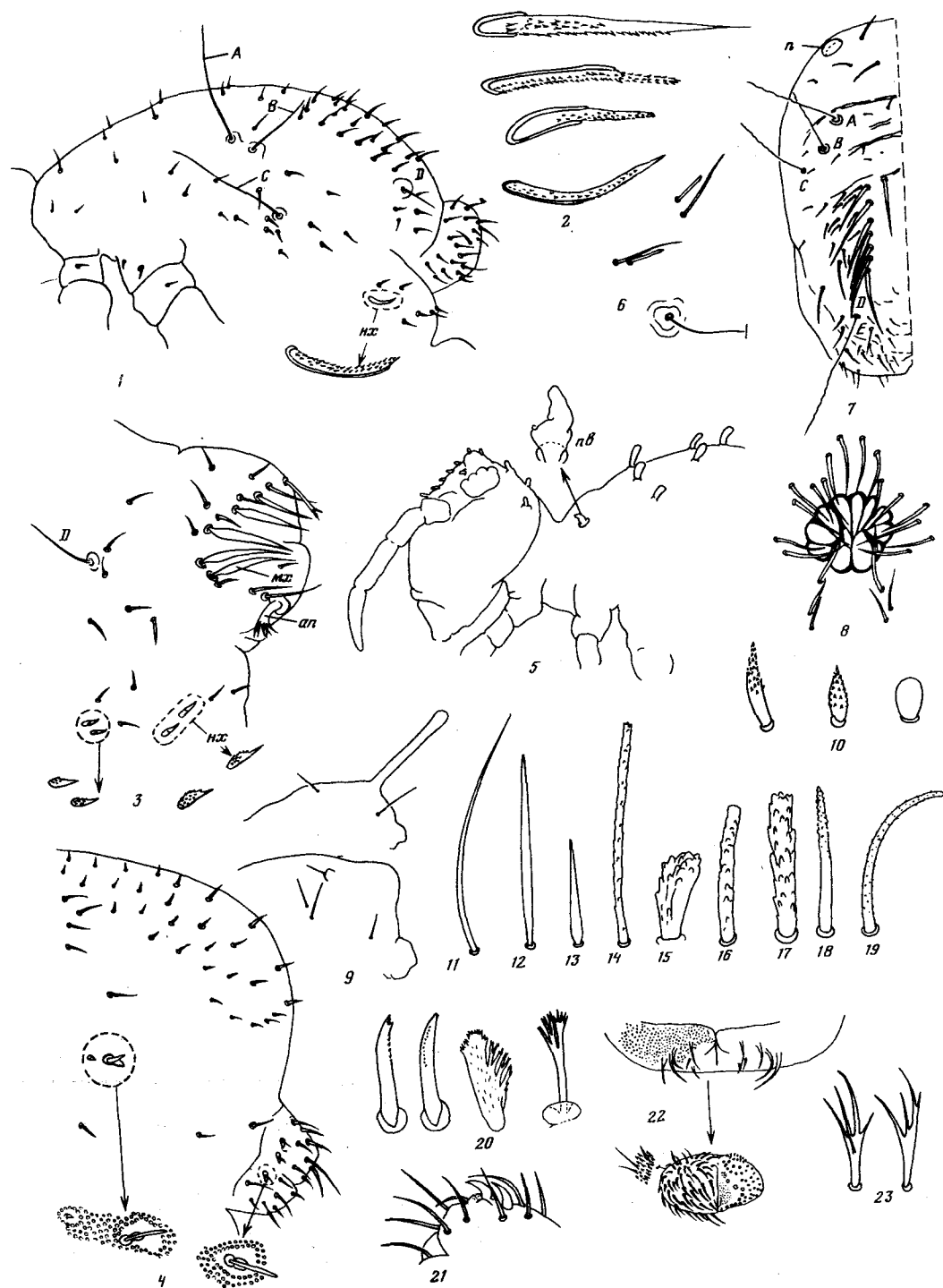


Рис. 79. Подотр. Symphyleona. Вентральная трубка и зацепка (по Бешу, Юсии)

1—7 — вентр. трубка: 1 — *Sminthurides aquaticus*, 2 — *Collophora*, 3, 4 — *Papirinus ankaratrensis* (3 — ювенильная особь), 5 — *Millsurus sminthurinus*, 6 — *Neosminthurus clavatus*, 7 — *Dicyrtomina ornata*; 8—12 — зацепка: 8 — *Allacma fusca*, 9, 10 — *Papirinus ankaratrensis*, 11 — *Dicyrtoma fusca*, 12 — *Gibberathrix tsugarensis*. 3 — зубы; 60 — пальцевидный базальный отросток

Рис. 78. Подотр. Symphyleona. Детали строения (по Бешу, Даллаи и Мохамеду, Деламар Де-Бутвиллю и Массу)

1—3 — неосминтуронидные хеты: 1 — положение на теле *Sminthurinus aureus*, 2 — варианты строения, 3 — *Sminthurinus tuberculatus*; 4 — «сенсиллы в ямках» (*Dicyrtoma fusca*); 5 — пальцевидная везикула (*Neosminthurus clavatus*); 6 — хеты *Papirinus*; 7 — хетотаксия дорс. стороны тела самца *Jeannenotia stachi*; 8 — назальный орган самца *Pseudobourletiella spinata*; 9 — варианты выроста на брюшке *Papirioides*; 10 — варианты строения постантенальной щетинки *Sminthurus* и *Allacma*; 11—19 — макрохеты дорс. стороны тела: 11 — *Sminthurus viridis*, 12 — *Caprainea marginata*, 13 — *Dicyrtomina ornata* (на голове), 14 — *Vesicephalus occidentalis*, 15, 16 — *Neosminthurus* spp., 17, 18 — *Lipothrix lubbocki*, 19 — *Sphyrotheca multifasciata*; 20 — варианты строения ан. придатков самки; 21 — хватательный орган самца *Bourletiella arvalis* (VI серм. бр.); 22 — генитальное поле самца *Sminthurus muscicolus*; 23 — циркуманальные хеты *Kaszabellina variabilis*. мх — модифицированные циркуманальные хеты; ан — ан. придаток; лв — пальцевидная везикула; А, В, С, D, Е — трихоботрии; мх — неосминтуронидные хеты; л — пузырек на II сегм. гр.

ранги подсемейств и триб Ричардса (Richards, 1968) и изменившего объем ряда таксонов. Рода *Arrhopalites* и *Collophora* выделены в самостоятельное семейство. Ряд родов с признаками нескольких семейств выделены Бешем в группу промежуточных родов — «шарниров» с неясным систематическим положением. Для их идентификации мы предлагаем рабочую определительную таблицу, не отражающую, однако, их филогенетического родства.

В целом при составлении определительных таблиц для *Symphyleona* за основу приняты ключи Беша (Betsch, 1980), частично модифицированные. При составлении диагнозов родов использованы новоописания последних лет, а также определители (Мартынова, 1964, 1986; Stach, 1956, 1957; Richards, 1968; Yosii, 1977; Christiansen, Bellinger, 1980) и ряд других работ.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА СЕМЕЙСТВ¹

1. 4-й чл. ус. меньше 1/2 длины 3-го чл. **Dicyrtomidae**
- 4-й чл. больше 1/2 длины 3-го чл. 2
2. Тяжи вентр. трубки короткие (не длиннее ее основания) и гладкие (рис. 79, 1). Тибиотарз. орган обычно имеется (рис. 83, 1), редко отс.; самки без ан. придатков. Ус. самцов модифицированные, приспособлены для удержания ус. самок (рис. 80) **Sminthuridae**
- Вентр. трубка с более или менее длинными выпячивающимися тяжами, гладкими или бугорчатыми (рис. 79, 2—7). Тибиотарз. орган отс.; самки с ан. придатками (рис. 78, 3). Ус. самцов обычные 3
3. Тяжи вентр. трубки гладкие у всех возрастов (рис. 79, 2) 4
- Тяжи вентр. трубки с 1—2 или большим числом рядов бугорков (рис. 79, 4—7) со второй ювенильной стадии² 6
4. Глазков не более 4+4, часто 1+1 или 2+2. Денс с шипами (рис. 81, 15), редко без них. Тибиотарзусы без головчатых волосков. Пигмент частично редуцирован. Часть — троглобионты. **Arrhopalitidae**
- Глазков 8+8. Денс без шипов, с обычными или зазубренными хетами. Тибиотарз. головчатые волоски имеются или отс. Пигмент хорошо развит 5
5. Зацепка с 4+4 зубц. (3 зубца + базальный вырост) со второй ювенильной стадии (как на рис. 79, 11). Трохантеры 3-й пары ног с трохантеральным органом (рис. 77, 3). Денс без зазубренных хет. Тело без зубчатых массивных макрохет **Katiannidae**
- Зацепка с 3+3 зубц. (как на рис. 79, 8). Трохантеральный орган отс. Денс с зазубренными хетами. Тело с зубчатыми макрохетами (рис. 78, 14) группа промежуточных родов (**Vesicephalus**)
6. Зацепка с 4+4 зубц. (3 зубца + базальный вырост) (рис. 79, 11), ан. придатки самок направлены к генитальному полю группа промежуточных родов (**Millsurus**, **Rusekianna**, **Betschurinus**, **Katiannina**)
- Зацепка с 3+3 зубц. (2 зубца + базальный вырост или 3 зубца) (рис. 79, 8, 10), очень редко с 4+4 зубц. (3 зубца = базальный вырост), но тогда денс с явным плюрихетозом (рис. 81, 20) и самцы с «назальным» органом. Ан. придатки самки направлены к ан. отверстию или к генитальному полю 7
7. Ан. придатки самки направлены к генитальному полю группа промежуточных родов (**Papirinus**)
- Ан. придатки самок направлены к ан. отверстию 8
8. V сегм. бр. с 1+1 трихоботрией. Ноги редко с тибиотарз. головчатыми волоска-

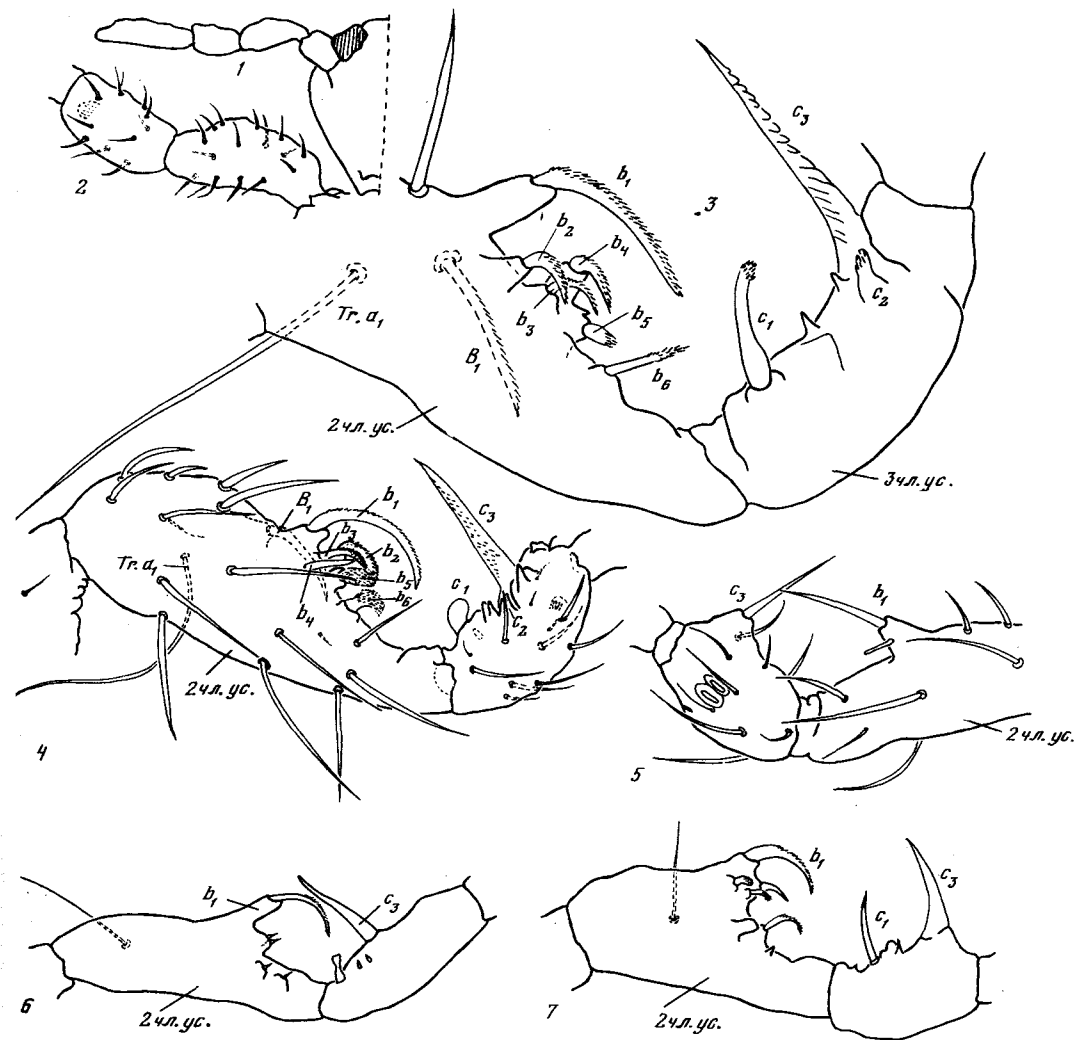


Рис. 80. Подотр. *Symphyleona*. «Хватательный» усик самца *Sminthuridae* (по Бешу, Массу, Стаху)

1—3 — *Sminthurides aquaticus* (1, 2 — ювенильные особи); 4 — *Jeannenotia stachi*; 5 — *Sphaeridia pumilis*; 6 — *Yosiides himachal*; 7 — *Stenacidia hystrix*

- ми; если они имеются, то не прижаты к коготку. Претарзус с 2 хетами (рис. 83, 7, 11) **Sminthuridae**
- V сегм. бр. с 2+2 трихоботриями. Ноги с 2—4 тибиотарз. головчатыми волосками, прижатыми к коготку (рис. 83, 8—10). Претарзус с 1 хетой **Bourletiellidae**

СЕМЕЙСТВО SMINTHURIDIDAE

Тело шаровидное, небольшое, 0,2—0,5 мм, реже 0,7—1,0 мм. Глазков от 6+6 до 8+8. Пигментация обычно интенсивная, у многих в виде рисунка. Расположение трихоботрий варьирует. V и VI сегменты брюшка слиты. 4-й членик усика цельный или со вторичными члениками, равен или длиннее 3-го. Изгиб усика находится между 3-м и 4-м чл.; 2-й и 3-й чл. ус. самцов модифицированы в «хватательный» орган, служа-

¹ В табл. не включено сем. *Spiniothecidae* Deboutteville, 1961, представленное одним родом *Spiniotheca* Stach, 1956 в Южном полушарии. Имеет межсегментный вырост на I сегм. гр.

² Первая ювенильная стадия у *Dicyrtomidae* и некоторых *Sminthuridae* (*Sphyrothecinae*) с гладкими тяжами вентр. трубки.

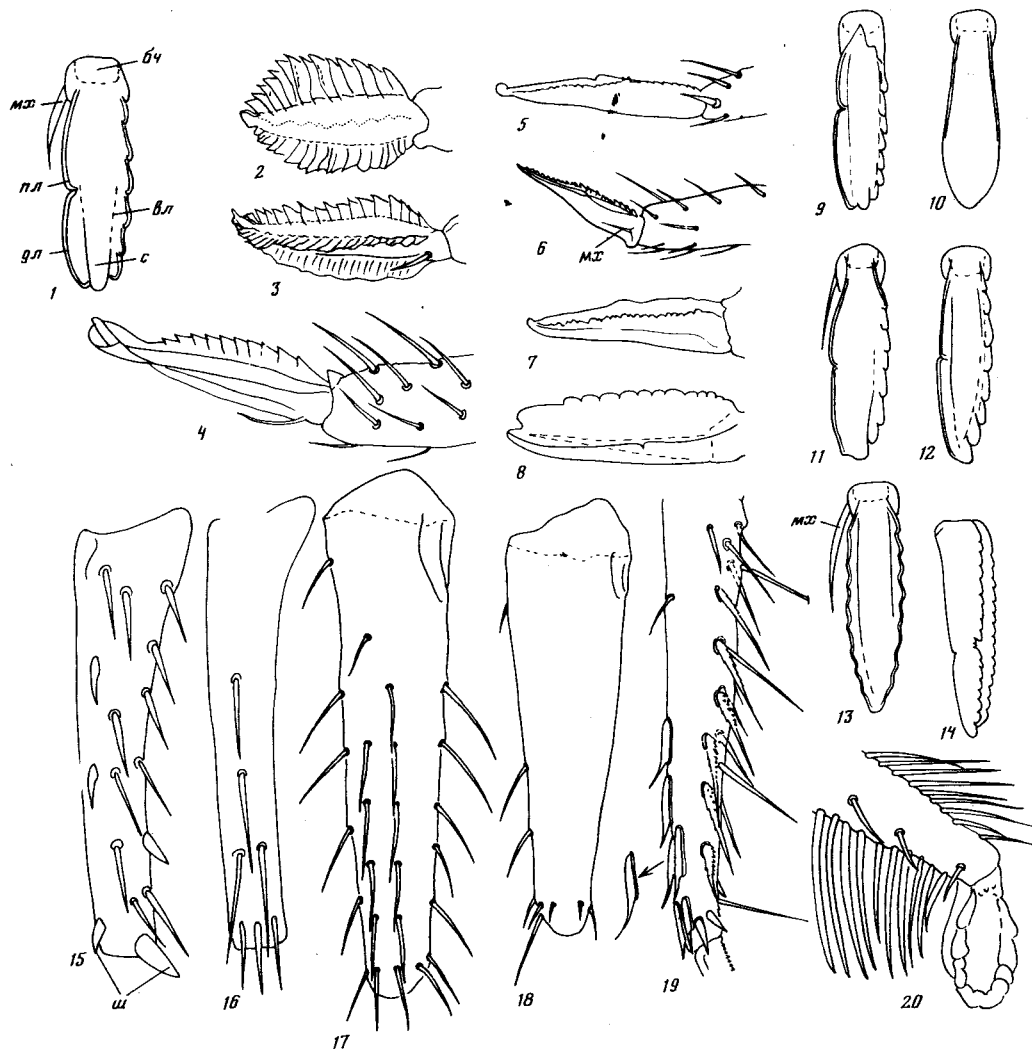


Рис. 81. Подотр. Symphypleona. Детали прыг. вилки (по Бешу, Даллаи, Ричардсу, Стаху, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру и ориг.)

1 — мукро гипотетического предка; 2, 3 — *Sminthurides aquaticus*; 4 — *S. schoetti*; 5 — *Sphaeridia pumilis*; 6 — *Jeannenotia stachi* (самка); 7 — *Sminthurinus aureus*; 8 — *Lipothrix lubbocki*; 9 — *Vesicephalus*; 10 — *Bourletiella*; 11 — *Sphyrrotheca*; 12 — *Neosminthurus*; 13 — *Sminthurus viridis*; 14 — *Arrhopalites*; 15, 20 — дент: 15, 16 — *Arrhopalites* (15 — дорс., 16 — вентр.), 17 — *Sminthurus* (вентр.), 18 — *Lipothrix lubbocki* (вентр.), 19 — *Dicyrtoma fusca*, 20 — *Pseudobourletiella spinata* (дист. часть дент и мукро). мх — мукрональная хета; бч — базальная часть мукро (пятка); ламеллы: вл — внутренняя, пл — проксимальная внешняя, дл — дист. внешняя; с — стержень; ш — шип

щий для удержания ус. самок в период размножения (рис. 80). Ус. самок 4-члениковые, обычного строения. Межглазничных бугорков нет. Трохантеры 3-й пары ног с 2—4 немодифицированными хетами, трохантеральный шип и субкоксальный отросток отсутствуют. Коксы и трохантеры без овальных органов. Тибиотарзальные головчатые волоски отсутствуют. Внутренняя поверхность тибиотарзусов 3-й пары ног у большинства родов (кроме *Sphaeridia*) с тибиотарзальным органом из 2 пузырьковидных и 1 широкой защитной хеты, часто раздвоенной (рис. 83, 1). Коготки иногда с туников. Эмподий длиннее коготка, на вершине часто хетовидный. Выпячивающиеся тяжи вентральной трубки круглые, короче или равны длине основания трубок, иногда с хорошо

различными пальцевидными или полусферическими папиллами на конце (рис. 79, 1). Зацепка с 4+4 зубцами (3 зубца и базальный вырост) на всех стадиях. Самки без анальных придатков и крупных модифицированных хет на анальных лопастях. У видов, обитающих на поверхности воды, мукро с широкими внутренними ламеллами, часто с мукрональной хетой. Для большинства характерен половой диморфизм.

Определительная таблица родов

1. Тибиотарз. орган на внутренней поверхности тибиотарзусов 3-й пары ног имеется (рис. 83, 1) 2
- Тибиотарз. орган на внутренней поверхности тибиотарзусов 3-й пары ног отс. **Sphaeridia** Linnaniemi, 1912

Син.: *Asphyrotheca* Stach, 1956; *Indotheca* Stach, 1956

Типовой вид: *Sminthurus pumilis* Krausbauer, 1898

4-й чл. ус. простой. 2-й и 3-й чл. ус. самцов слабо модифицированы: развиты только хеты b_1 и c_3 (рис. 80, 5). Расположение трихоботрий инвертированное (рис. 77, 14). Трохантеры 3-й пары ног без хет P_1 и P_2 , только с хетами D_1 и D_2 (рис. 77, 6). Задняя поверхность вентр. трубки у самцов с округлым бугорком или склеротизованным шипом. Мукро с сужающимися узкими ламеллами, не доходящими до вершины (рис. 81, 5). Мукрональная хета отс. Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

2. Мукро по крайней мере с 1 широкой и волнообразной ламеллой с поперечной ребристостью (рис. 81, 2—4) 3
- Мукро с узкими ламеллами (рис. 81, 6) 4
3. Усики самцов сильно видоизменены: все элементы «хватательного» органа на 2-м и 3-м чл. ус. хорошо развиты. 2-й чл. ус. самцов или с трихоботрией $Tg. a_1$ и макрохетой B_1 , или с 2 трихоботриями ($Tg. a_1 + Tg. a_2$) (рис. 80, 3). Трохантеры 3-й пары ног с 4 хетами (рис. 77, 2) . . . **Sminthurides** Börner, 1900

Син.: *Prosmminthurus* Willem, 1900; *Spinosecellina* Palissa, 1964

Типовой вид: *Sminthurus aquaticus* Bourlet, 1842

4-й чл. ус. простой (самцы, самки) или со вторичными чл. (самки); 2-й и 3-й чл. ус. самцов модифицированы в «хватательный» орган сложного строения: у группы *aquaticus* с $Tg. a_1 + B_1$, у группы *penicillifer* с $Tg. a_1 + Tg. a_2$. Самцы часто с мембранозным пузырьком на III сегм. гр. Расположение трихоботрий линейное или треугольное. Тибиотарз. орган имеется. Мукро с тремя широкими ламеллами, у большинства с мукрональной хетой. Гигрофильные формы. Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

- Усики самцов слабо видоизменены: на 2-м и 3-м чл. хорошо развиты только хеты b_1 и c_3 , B_1 не развита (рис. 80, 6). Трохантеры 3-й пары ног с 3 хетами **Yosiides** Massoud et Betsch, 1972

Типовой вид: *Sminthurides himachal* Yosii, 1966

Глазков 8+8. 4-й чл. ус. с вторичными чл. у обоих полов. Ус. самцов слабо модифицированы: хорошо развиты лишь хеты b_1 и c_3 ; b_2-b_6 и c_1 — короткие, самцы без пузырька на III сегм. гр. Мукро с 3 широкими ламеллами. Распространение: Непал.

4. Мукро только с 1 зубчатой ламеллой у обоих полов (рис. 81, 6). Усики самцов видоизменены: B_1 отс., c_1 — шипообразна (рис. 80, 7). Задняя часть большого бр. самцов без рядов макрохет **Stenacidia** Börner, 1906

Типовой вид: *Sminthurus violaceus* Reuter, 1881

Ус. самца видоизмененные, элементы соответствуют формуле: $Tg. a_1$, хеты b_1-b_4 , b_6 — в виде зубчатых шипов; b_5 — в виде ламеллы, c_1 — шипообразна. 4-й чл. ус. простой у обоих полов. Трохантеры 3-й пары ног с 3 хетами. Самцы с пузырьком на III сегм. гр. Мукро с узкими ламеллами. Распространение: Европа.

- Мукро с 1 (самки и ювенильные особи) или 2 (самцы) зубчатыми ламеллами. Ус. самцов видоизменены: B_1 имеется, c_1 — в виде ламеллы (рис. 80, 4). Задн. часть большого бр. самцов с 2 продольными рядами макрохет (рис. 78, 7)

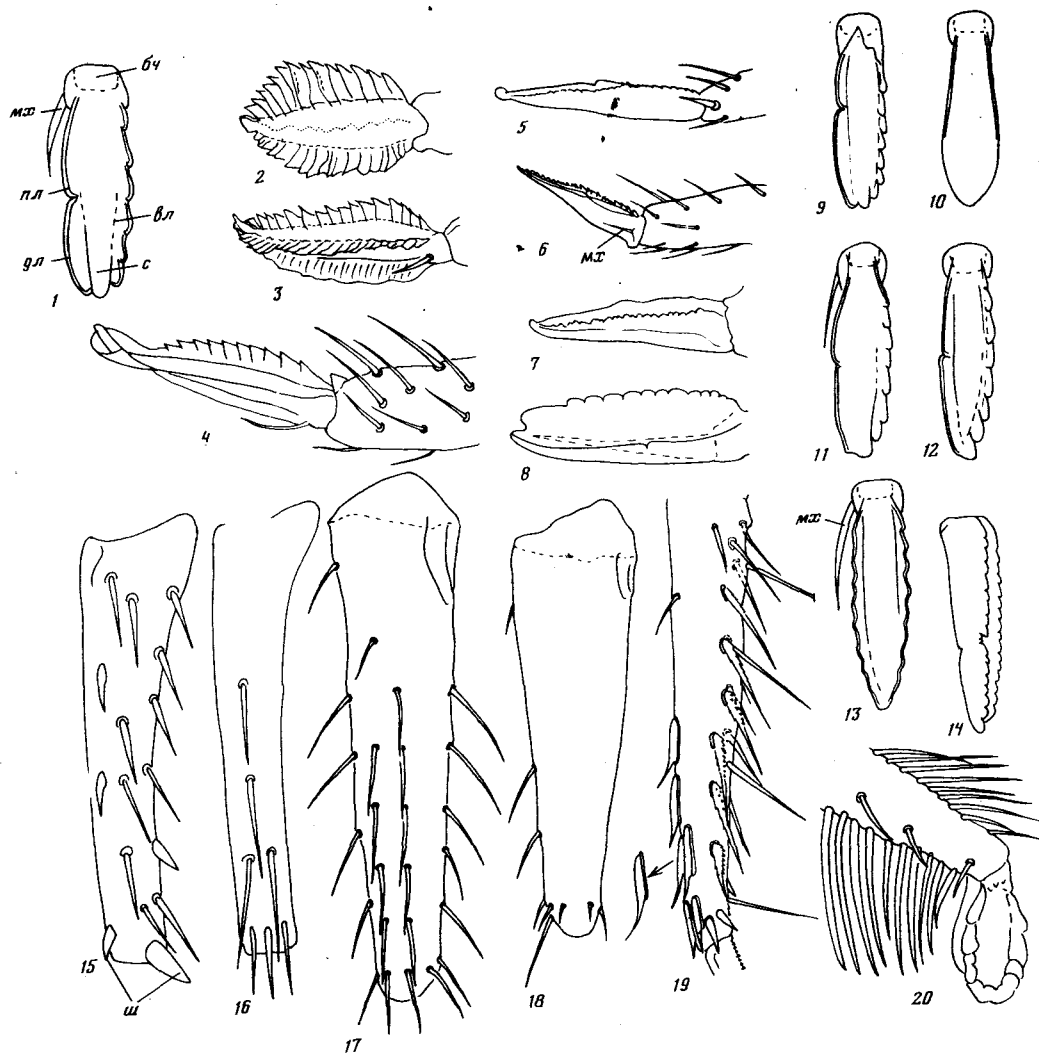


Рис. 81. Подотр. Symphypleona. Детали прыг. вилки (по Бешу, Даллаи, Ричардсу, Стаху, Фьелльбергу, Христиансену и Беллинджеру и ориг.)

1 — мукро гипотетического предка; 2, 3 — *Sminthurides aquaticus*; 4 — *S. schoetti*; 5 — *Sphaeridia pumilis*; 6 — *Jeannenotia stachi* (самка); 7 — *Sminthurinus aureus*; 8 — *Lipothrix lubbocki*; 9 — *Vesicephalus*; 10 — *Bourletiella*; 11 — *Sphyrotheca*; 12 — *Neosminthurus*; 13 — *Sminthurus viridis*; 14 — *Arrhopalites*; 15, 20 — дент: 15, 16 — *Arrhopalites* (15 — дент., 16 — вентр.), 17 — *Sminthurus* (вентр.), 18 — *Lipothrix lubbocki* (вентр.), 19 — *Dicyrtoma fusca*, 20 — *Pseudobourletiella spinata* (дист. часть дент. и мукро). мх — мукрональная хета; вл — базальная часть мукро (пятка); ламеллы: вл — внутренняя, пл — проксимальная внешняя, дл — дист. внешняя; с — стержень; ш — шип

ший для удержания ус. самок в период размножения (рис. 80). Ус. самок 4-члениковые, обычного строения. Межглазничных бугорков нет. Трохантеры 3-й пары ног с 2-4 немодифицированными хетами, трохантеральный шип и субкоккальный отросток отсутствуют. Коксы и трохантеры без овальных органов. Тибиотарзальные головчатые волоски отсутствуют. Внутренняя поверхность тибиотарзусов 3-й пары ног у большинства родов (кроме *Sphaeridia*) с тибиотарзальным органом из 2 пузырьковидных и 1 широкой защитной хеты, часто раздвоенной (рис. 83, 1). Коготки иногда с туникой. Эмподий длиннее коготка, на вершине часто хетовидный. Выпячивающиеся тяжи вентральной трубки круглые, короче или равны длине основания трубок, иногда с хорошо

различимыми пальцевидными или полусферическими папиллами на конце (рис. 79, 1). Зацепка с 4+4 зубцами (3 зубца и базальный вырост) на всех стадиях. Самки без анальных придатков и крупных модифицированных хет на анальных лопастях. У видов, обитающих на поверхности воды, мукро с широкими внутренними ламеллами, часто с мукрональной хетой. Для большинства характерен половой диморфизм.

Определительная таблица родов

1. Тибиотарз. орган на внутренней поверхности тибиотарзусов 3-й пары ног имеется (рис. 83, 1) 2
- Тибиотарз. орган на внутренней поверхности тибиотарзусов 3-й пары ног отс. **Sphaeridia** Linnaniemi, 1912

Син.: *Asphyrotheca* Stach, 1956; *Indotheca* Stach, 1956

Типовой вид: *Sminthurus pumilis* Krausbauer, 1898

4-й чл. ус. простой. 2-й и 3-й чл. ус. самцов слабо модифицированы: развиты только хеты b_1 и c_3 (рис. 80, 5). Расположение трихоботрий инвертированное (рис. 77, 14). Трохантеры 3-й пары ног без хет P_1 и P_2 , только с хетами D_1 и D_2 (рис. 77, 6). Задняя поверхность вентр. трубки у самцов с округлым бугорком или склеротизованным шипом. Мукро с сужающимися узкими ламеллами, не доходящими до вершины (рис. 81, 5). Мукрональная хета отс.

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

2. Мукро по крайней мере с 1 широкой и волнообразной ламеллой с поперечной ребристостью (рис. 81, 2-4) 3
- Мукро с узкими ламеллами (рис. 81, 6) 4
3. Усики самцов сильно видоизменены: все элементы «хватательного» органа на 2-м и 3-м чл. ус. хорошо развиты. 2-й чл. ус. самцов или с трихоботрией $Tr. a_1$ и макрохетой B_1 , или с 2 трихоботриями ($Tr. a_1 + Tr. a_2$) (рис. 80, 3). Трохантеры 3-й пары ног с 4 хетами (рис. 77, 2) **Sminthurides** Börner, 1900

Син.: *Prosmminthurus* Willem, 1900; *Spinoseolina* Palissa, 1964

Типовой вид: *Sminthurus aquaticus* Bourlet, 1842

4-й чл. ус. простой (самцы, самки) или со вторичными чл. (самки); 2-й и 3-й чл. ус. самцов модифицированы в «хватательный» орган сложного строения: у группы *aquaticus* с $Tr. a_1 + B_1$, у группы *penicillifer* с $Tr. a_1 + Tr. a_2$. Самцы часто с мембранозным пузырьком на III сегм. гр. Расположение трихоботрий линейное или треугольное. Тибиотарз. орган имеется. Мукро с тремя широкими ламеллами, у большинства с мукрональной хетой. Гигрофильные формы.

Распространение: космополитный род; в СССР — по всей территории.

- Усики самцов слабо видоизменены: на 2-м и 3-м чл. хорошо развиты только хеты b_1 и c_3 , B_1 не развита (рис. 80, 6). Трохантеры 3-й пары ног с 3 хетами **Yosiides** Massoud et Betsch, 1972

Типовой вид: *Sminthurides himachal* Yosii, 1966

Глазков 8+8. 4-й чл. ус. с вторичными чл. у обоих полов. Ус. самцов слабо модифицированы: хорошо развиты лишь хеты b_1 и c_3 ; b_2-b_6 и c_1 — короткие, самцы без пузырька на III сегм. гр. Мукро с 3 широкими ламеллами.

Распространение: Непал.

4. Мукро только с 1 зубчатой ламеллой у обоих полов (рис. 81, 6). Усики самцов видоизменены: B_1 отс., c_1 — шипообразна (рис. 80, 7). Задняя часть большого бр. самцов без рядов макрохет **Stenacidia** Börner, 1906

Типовой вид: *Sminthurus violaceus* Reuter, 1881

Ус. самца видоизмененные, элементы соответствуют формуле: $Tr. a_1$, хеты b_1-b_4 , b_6 — в виде зубчатых шипов; b_5 — в виде ламеллы, c_1 — шипообразна. 4-й чл. ус. простой у обоих полов. Трохантеры 3-й пары ног с 3 хетами. Самцы с пузырьком на III сегм. гр. Мукро с узкими ламеллами.

Распространение: Европа.

- Мукро с 1 (самки и ювенильные особи) или 2 (самцы) зубчатыми ламеллами. Ус. самцов видоизменены: B_1 имеется, c_1 — в виде ламеллы (рис. 80, 4). Задн. часть большого бр. самцов с 2 продольными рядами макрохет (рис. 78, 7) **Jeannenotia** Stach, 1956

Типовой вид: *Sminthurides (Stenacidia) stachi* Jeannenot, 1955

4-й чл. ус. простой. 2-й и 3-й чл. ус. самцов модифицированы, элементы соответствуют формуле: Тг. а₁ и В₁ имеются, хеты b₁—b₆ в виде видоизмененных ламелл, с₁ — в виде ламеллы. Железистые пузырьки на гр. самцов имеются. Задняя часть большого бр., бедра и тибготарзусы 3-й пары ног самцов с длинными макрохетами, у самок внутр. макрохеты тибготарзусов с мелкими шипиками. Трохантеры 3-й пары ног с 3 хетами.

Распространение: Европа, С. Америка, Австралия; СССР (центр. районы европейской части, юг Сибири, сев. районы азиатской части).

СЕМЕЙСТВО ARRHOPALITIDAE

Тело овальное, длина до 1 мм. Белые или с рассеянным красноватым или серым пигментом. Глазков не более 4+4. Аногенитальные сегменты чаще отделены от большого брюшка. 4-й членик усика длиннее 3-го; 3-й членик без папиллы. Тело покрыто короткими, гладкими хетами; затылочная часть головы часто с короткими шипами или шипообразными хетами. Расположение трихоботрий А, В, С на большом брюшке нормальное треугольное (рис. 77, 11), генитальный сегмент латерально с 1 трихоботрией (D) с каждой стороны брюшка. Тяжи вентральной трубки более или менее длинные, гладкие. Зацепка с базальным выростом и 3+3 зубцами. На трохантерах 3-й пары ног хета D₂ модифицирована в трохантеральный орган (рис. 77, 4, 5), по форме круглый или треугольный. Тибготарзальные головчатые волоски отсутствуют. Денс с шипами или без них. Мукро длинный, с зазубренными краями, без мукрональной хеты. Часть видов — троглобионты.

Определительная таблица родов

1. Трохантеры 3-й пары ног без хет P₁ и P₂. Трохантеральный орган круглый (рис. 77, 5). V сегм. бр. слит с большим бр.; трихоботрия D головчатая, кроме первой ювенильной стадии (рис. 77, 20). Глазков 4+4.

Collophora Richards in Delamare Deboutteville, Massoud, 1964

Типовой вид: *Arrhopalites quadrioculatus* Denis, 1933

4-й чл. ус. простой, 3-й чл. без дорс. папиллы; голова без шипообразных хет; сегментация гр. четкая. Трохантеры 3-й пары ног с 2 хетами. Коготок с туникой. Тяжи вентр. трубки слегка длиннее основания (рис. 79, 2). Трихоботрия D головчатая, на выступающей круглой папилле. Мукро в виде узкого корыта, оба края зазубрены. Денс без шипов. Ан. придатки самок щетинковидные, на вершине закругленные или слабо раздвоенные.

Распространение: Ю.-В. Азия, Африка, С. Америка.

- Трохантеры 3-й пары ног с хетами P₁ и P₂. Трохантеральный орган треугольный (рис. 77, 4). V сегм. бр. не слит с большим бр. Трихоботрия D не головчатая. Глазков 1+1, редко 2+2.

Arrhopalites Börner, 1906

Син.: *Coeccarrhopalites* Yosii, 1967

Типовой вид: *Sminthurus caecus* Tullberg, 1871

4-й чл. ус. с вторичными чл., реже простой. Голова обычно с шипообразными хетами. V сегм. бр. отделен от большого бр., несет 1 пару трихоботрий. Трохантеры 3-й пары ног с 4 хетами. Денс с шипами и папиллой (рис. 81, 15, 16). Мукро с зазубренными краями (рис. 81, 14). Циркуманальные хеты утолщены. Ан. придатки самок простые, раздвоенные или пальмовидно разветвленные.

Распространение: вероятно, космополитный род; почти все виды в Голарктике; в СССР — по всей территории.

СЕМЕЙСТВО KATIANNIDAE

Сравнительно мелкие (менее 1,5 мм). Обычно равномерно окрашены, иногда интенсивно. Глазков 8+8. 4-й членик усиков простой или с вторичными члениками, длиннее 3-го; 3-й членик усиков часто с дорсальной папиллой; усики изогнуты между 3-м и 4-м члениками. Грудная сегментация обычно четкая. Трохантеры 3-й пары ног с 4 хетами, из них хета D₂ модифицирована в трохантеральный орган (рис. 77, 3). Трохантеральный шип отсутствует. Коксы и трохантеры без овальных органов. Тяжи вентральной трубки длинные и гладкие, зацепка с 3+3 зубцами и базальным выростом. Рисунок трихоботрий А, В, С треугольный (рис. 77, 10). Шипы и папиллы на денс отсутствуют. Мукро без хеты.

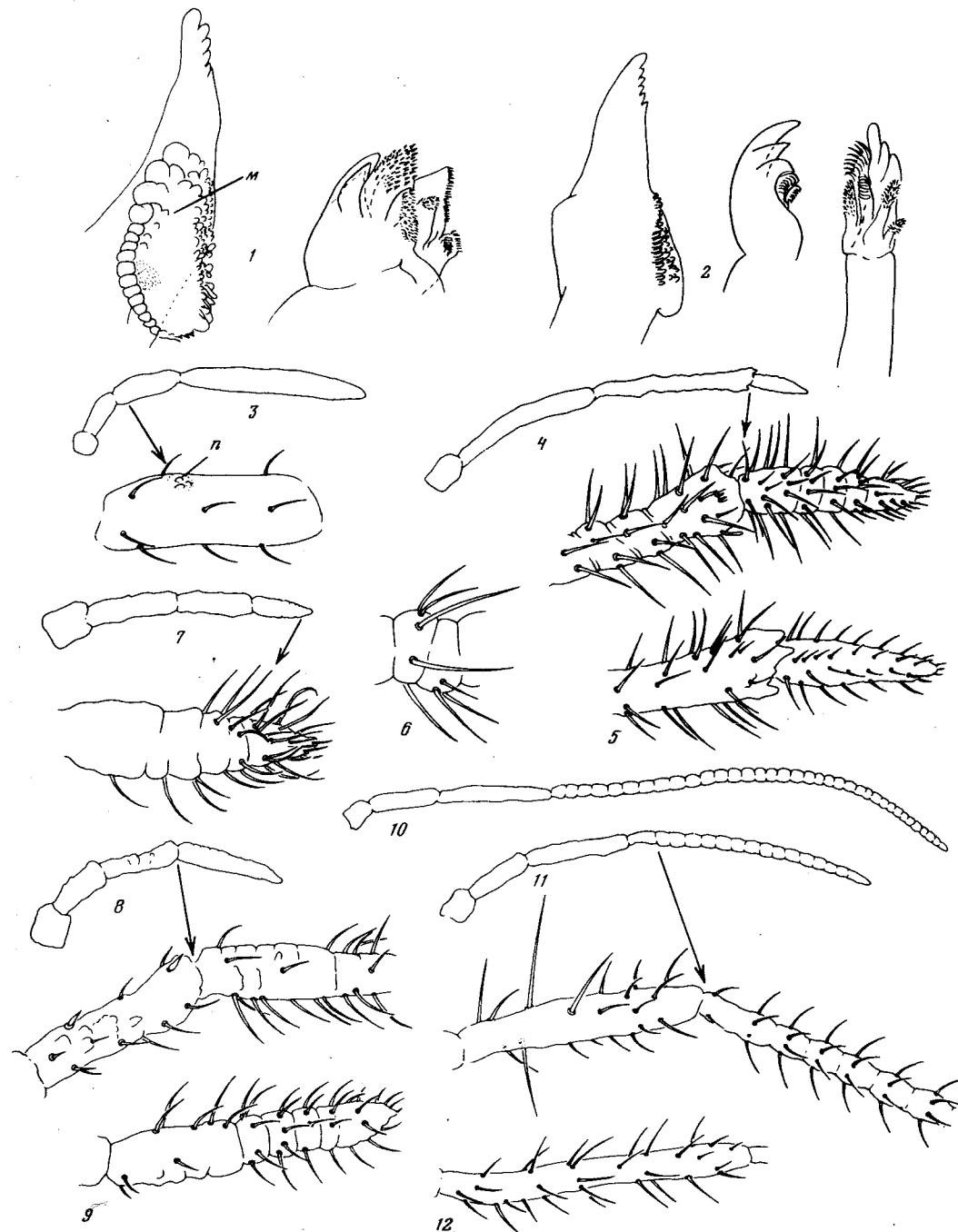


Рис. 82. Подотр. Symphypleona. Ротовые части и усики (по Бешу и ориг.)

1, 2 — мандибула (слева) и максилла (справа): 1 — *Papirinus ankaratrensis*, 2 — *Stenognathriopes rastriger*; 3—12 — детали усиков: 3 — *Sminthurinus*, 4 — *Papirioides*, 5 — *Dicyrtomina ornata*, 6 — *Dalianus galae* (участок 4-го чл. ус.), 7 — *Papirinus ankaratrensis*, 8 — *Neosminthurus clavatus*, 9 — *Lipothrix lubbocki*, 10 — *Temeritis* sp., 11 — *Sminthurus viridis*, 12 — *Heterosminthurus novemlineatus* (3-й чл. ус.). п — папилла; м — молярная пластинка

Определительная таблица родов

1. 4-й чл. ус. простой, цельный (рис. 82, 3) 2
— 4-й чл. ус. с вторичными чл. (рис. 82, 6) **Dalianus** Cassagnau, 1969

Типовой вид: *Dalianus galae* Cassagnau, 1969

4-й чл. ус. с разными по длине вторичными чл. Хеты на 3-м чл. ус. тонкие, нормальной длины, папила отс.; неосминтуроидные хеты отс. Тибиотарзусы 3-й пары ног с 9 головчатыми волосками. Коготок как на рис. 83, 2, 3. Хета a_0 на дорс. вальве самок простая.

Распространение: Греция.

2. Неосминтуроидные хеты на «фуркальном» сегменте большого бр. латерально отс.; хета a_0 на дорс. вальве самок простая; 3-й чл. ус. без папиллы
. **Gisinianus** Betsch, 1977

Типовой вид: *Sminthurus flammeolus* Gisin, 1957

4-й чл. ус. простой; V и VI сегм. бр. разделены. Циркуманальные хеты самки не расширены в основании, хета a_0 на дорс. вальве самок простая. Промежуточный род между *Sminthurinus* и *Katianna*.

Распространение: Ср. Европа; в СССР — Украина.

- Неосминтуроидные хеты на «фуркальном» сегм. большого бр. имеются (рис. 78, 1—3); хета a_0 на дорс. вальве самок простая или раздвоенная (как на рис. 17, 10); 3-й чл. ус. с папиллой (рис. 82, 3) 3
3. Рот. части не удлинены (рис. 82, 1), a_0 на дорс. вальве самок всегда раздвояна
. **Sminthurinus** Börner, 1901

Син.: *Smynthurella* Houlbert, 1924

Типовой вид: *Sminthurus niger* Lubbock, 1868

Кутикула слабо гранулирована, тело покрыто редкими, тонкими, короткими и гладкими хетами. 4-й чл. ус. простой. 3-й чл. ус. в базальной части с простой или поделенной на 2—4 части папиллой (рис. 82, 3). Мандибулы с развитой молярной пластинкой и несколькими апик. зубцами. Голова максиллы почти шаровидная, с несколькими зубцами и тонкой короткой ламеллой, как на рис. 82, 1. Тибиотарз. головчатые волоски часто имеются. Ан. и генитальный сегм. бр. или четко отделены друг от друга и от «фуркального» сегм. (группа *niger*), или генитальный сегм. бр. полностью слит дорсально с «фуркальным» сегм. (группа *aureus*). Циркуманальные хеты у самок часто базально крыловидно расширены. Ан. придатки самок на конце бахромчатые (рис. 78, 3).

Распространение: космополитный род; в СССР — вероятно, по всей территории.

- Рот. части удлинённые (как на рис. 82, 2); хета a_0 на дорс. вальве самок раздвояна, если V сегм. бр. отделен от VI, и простая, если эти сегм. слиты
. **Stenognathellus** Stach, 1956

Типовой вид: *Stenognathellus denisi* Cassagnau, 1953

4-й чл. ус. простой, 3-й чл. ус. с папиллой. «Фуркальный» сегм. большого бр. с одной парой неосминтуроидных хет. Части буккального конуса удлинённые. Ан. придатки самок раздвоенные или простые. Гетерогенный род.

Распространение: вероятно, космополитный род; в СССР — юг европейской части.

СЕМЕЙСТВО SMINTHURIDAE

Тело б. м. шаровидное. В основном довольно крупные (3—3,6 мм), часто ярко окрашены с рисунком из полос и пятен. Малое брюшко четко отделено от большого, граница между V и VI сегментами хорошо заметна. Усики длиннее диагонали головы; 4-й членик усиков простой или расчлененный, 3-й — часто с утолщенными макрохетами в базальной части. Межглазничные бугорки имеются или отсутствуют. Глазков 8+8, 2 из них меньшего размера, иногда глаза частично редуцируются. Расположение трихоботрий А, В, С треугольное, инвертированное (рис. 77, 13). Трохантеры 3-й пары ног обычно с 5 хетами, овальными органами, иногда с трохантеральным шипом. Мукро с четкими ламеллами либо корытообразное, часто с мукрональной хетой. Часто один или оба края мукро зазубрены. Зацепка с двумя зубцами и базальным выростом. Тяжи вентральной трубки длинные, бугорчатые. Тибиотарзальные волоски заостренные или головчатые. Анальные придатки самки простые, направлены к анальному отвер-

Определительная таблица подсемейств и родов

1. С одной парой неосминтуроидных хет на «фуркальном» сегм. большого бр. (как на рис. 78, 1). Ус. довольно короткие, не более 1,5 диаметра головы. 3-й чл. ус. с хетами б. м. равной длины (рис. 82, 8). Хеты на теле зазубрены, иногда расширены, с резко срезанной вершиной или пальцевидные (рис. 78, 15—19). Вентр. сторона денс без хет или с немногими хетами (формула хет короткая) (рис. 81, 18). Мукро без мукрональной хеты, с выемкой на конце (рис. 81, 8, 12). Трохантеральный шип на 3-й паре ног всегда имеется (рис. 77, 8)
. (п/сем. **Sphyrothecinae** Betsch, 1980)

- Неосминтуроидные хеты отс. Ус. длинные. 3-й чл. ус. обычно с хетами разной длины (рис. 82, 11). Хеты на теле гладкие, заостренные (рис. 78, 11, 12). Формула хет на вентр. стороне денс обычно очень длинная (рис. 81, 17). Мукро на вершине без выемки, часто с хетой (рис. 81, 13). Трохантеральный шип на 3-й паре ног имеется или отс. (п/сем. **Sminthurinae** s. str.) 4
2. Трихоботрия D со 2-й стадии отс. (рис. 77, 16). Пальцевидные везикулы на II сегм. гр. всегда имеются (рис. 78, 5) 3
— Трихоботрия D на всех стадиях имеется. Везикулы на II сегм. гр. отс.
. **Sphyrotheca** Börner, 1906

Син.: *Sminthurotheca* Delamare Deboutteville et Massoud, 1964

Типовой вид: *Sminthurus multifasciatus* Reuter, 1881

4-й чл. ус. с вторичными чл. Межглазничные бугорки имеются или отс. Трохантеры 3-й пары ног с 5 гладкими хетами, овальными органами и трохантеральным шипом (рис. 77, 8). Расположение трихоботрий сильно инвертировано (как на рис. 77, 13), трихоботрия D имеется на всех стадиях, В — относительно короткая. Вершина головы и большое бр. с толстыми зазубренными макрохетами (рис. 78, 19). Коготок со вздутой туникой. Формула хет на вентр. стороне денс короткая (2, 2, 1. 1 максимум). Мукро на вершине с вырезкой, без хеты.

Распространение: космополитный род; в СССР — Д. Восток.

3. Трихоботрия В на большом бр. у взрослых форм отс., трихоботрия А — короткая, С — длинная (рис. 77, 16). 4-й чл. ус. простой (рис. 82, 8)
. **Neosminthurus** Mills, 1934 sensu Richards, 1968

Типовой вид: *Sminthurus curvisetis* Guthrie, 1903

Межглазничные бугорки имеются, мембранозные. Трихоботрия В всегда отс., А иногда отс., если имеется, то короткая, С всегда имеется. Бедро 1-й пары ног с 2 изогнутыми шипами на внутр. стороне. Коготок с туникой, тибиотарз. волоски отс. Трохантеры 3-й пары ног с 5 гладкими хетами, овальными органами и трохантеральным шипом (рис. 77, 8). Межглазничная область головы с шипами или модифиц. макрохетами. Тело с короткими массивными макрохетами, иногда пальцевидными (рис. 78, 15, 16). Вентр. трубка как на рис. 79, 6. Мукро вырезан на вершине, без хеты (рис. 81, 12). Формула хет на вентр. стороне денс короткая (1. 1).

Распространение: Япония, Средиземноморье, Африка, С. и Ю. Америка.

- Трихоботрия В на большом бр. у взрослых форм имеется, короткая; трихоботрия А — короткая, С — длинная. 4-й чл. ус. с вторичными чл. (рис. 82, 9)
. **Lipothrix** Börner, 1906

Син.: *Delathea* Salmon, 1964

Типовой вид: *Sminthurus lubbocki* Tullberg, 1872

Межглазничные бугорки имеются, мембранозные. II сегм. гр. с пальцевидной везикулой с каждой стороны. Рисунок трихоботрий сильно инвертирован. Трихоботрия D имеется только на первой ювенильной стадии, далее отс. Трохантеры 3-й пары ног с 5 гладкими хетами, овальными органами и трохантеральным шипом. Коготки с туникой. Тибиотарз. головчатые волоски отс. Голень 1-й пары ног с изогнутым шипом с внутр. стороны. Ан. придатки самок и мукро (рис. 81, 8), как у *Sphyrotheca*.

Распространение: Европа, С. Америка; в СССР — по всей европейской части, кроме сев. районов, Кавказ.

4. Ус. чрезвычайно длинные: 4-й чл. с 28—46 вторичными чл. (рис. 82, 10)
. **Temeritas** Delamare Deboutteville et Massoud, 1963

Типовой вид: *Sminthurus macroceros* Denis, 1933

Расположение трихоботрий сильно инвертировано (рис. 77, 13). Трихоботрия D всегда имеется. Трохантеры 3-й пары ног с 5 хетами, овальными органами и шипом. Тибиотарз. головчатые волоски отс. Формула хет на вентр. стороне денс длинная.

Распространение: тропики, в Голарктике — Япония.

- Усики нормальной длины: 4-й чл. менее чем с 20 вторичными чл. 5
- 5. Постаптенная щетинка отс. 6
- Постаптенная щетинка имеется (рис. 13, 8) 8
- 6. 3-й чл. ус. с длинными макрохетами в базальной части (как на рис. 82, 11), вершина головы и большое бр. с прямыми и толстыми игловидными макрохетами (рис. 78, 12) **Caprainea** Dallai, 1970

Типовой вид: *Sminthurus echinatus* Stach, 1930

4-й чл. ус. с 15 вторичными сл. Трохантеры 3-й пары ног с шипом. Коготок с туникой. Тибиотарз. волоски заострены. Дорс. железы отс. Ан. придатки самок разветвленные.

Распространение: Европа; в СССР — европейская часть, кроме сев. районов.

- 3-й чл. ус. без макрохет: все хеты б. м. равной длины и толщины; тело покрыто обычными макрохетами (как на рис. 78, 11) 7
- 7. Коготок с латеральной полостью (рис. 83, 5). Мукро с крупными зубчиками. Формула хет вентр. стороны денс длинная (3, 2, 2, 2, 2, 1, 1) **Gisinurus** Dallai, 1970

Типовой вид: *Gisinurus malatestai* Dallai, 1970

4-й чл. ус. с 15 вторичными чл. Глазков 8+8. Трохантеры 3-й пары ног с шипом. Мукро грубо зазубрен, без мукрональной хеты.

Распространение: Италия (Альпы), Франция, Греция (пещеры).

- Коготок обычный, без латеральной полости (рис. 83, 4). Мукро тонко зазубрен. Формула хет на вентр. стороне денс более короткая (3, 2, 2, 1, 1) **Disparrhopalites** Stach, 1956

Типовой вид: *Pararrhopalites patrizii* Cassagnau et Delamare Deboutteville, 1953

4-й чл. ус. с 12 вторичными чл. Глазков от 5+5 до 8+8. Трохантеральный шип имеется. Коготок с туникой, эмподий с несколькими внутр. зубц., без апикальной щетинки. Мукро с тонко зазубренными краями, без хеты. Денс без шипообразных хет. Ан. придаток самок щетинковидный. Пещерные формы.

Первоначально (Stach, 1956) род относили к трибе Arrhopalitini, после работ Ричардса (Richards, 1968) он сближается с родами Sminthurinae (Betsch, 1980).

Распространение: Ю. Европа, Англия.

- 8. Трохантеры 3-й пары ног с шипом (рис. 77, 9). Большое бр. в задней части с 1 парой желез, начиная со второй ювенильной стадии **Allacma** Börner, 1906

Типовой вид: *Podura fusca* Linnaeus, 1758

4-й чл. ус. вторично поделен; 3-й чл. ус. с 4 макрохетами в базальной части, внутренние сенсиллы АО в одном глубоко погруженном кармане. Сегментация гр. нечеткая. Постаптенная щетинка имеется. Трохантеры 3-й пары ног с 5 уплощенными хетами, овальными органами и трохантеральным шипом (рис. 77, 9). Расположение трихоботрий сильно инвертировано (как на рис. 77, 13). Тяжи вентр. трубки с полукруглыми папиллами. Большое бр. с парой желез в задн. части. Мукро корытообразный, внутр. ламелла постепенно сужается к вершине, наружная вблизи вершины вырезана. Ан. придатки самок лопаточковидные, слабо пальмовидно разветвленные на вершине.

Распространение: п-ов Корея, Европа; СССР (от Прибалтики до Якутии).

- Трохантеры 3-й пары ног без шипа. Большое бр. без пары желез в задней части 9
- 9. Тибиотарзусы с 1—3 шпательвидно расширенными волосками (рис. 83, 7). Ан. придатки самки короткие, часто расширенные. Верхние циркуманальные хеты обычно модифицированы **Spatulosminthurus** Betsch et Betsch-Pinot, 1984

Типовой вид: *Sminthurus lesnei* Carl in Denis, 1925

4-й чл. ус. со вторичными чл. 3-й чл. ус. в базальной части с макрохетами. Постаптенная щетинка имеется. Расположение трихоботрий на большом бр. линейное. Неосминтуроидные хеты отс. Трохантеры 3-й пары ног без шипа. Коготки обычно с туникой (рис. 83, 7). Большое бр. без желез в задней части. Генитальное поле самцов с обычной грануляцией.

Распространение: Европа; в СССР — европейская часть, Кавказ, Ю. Сибирь.

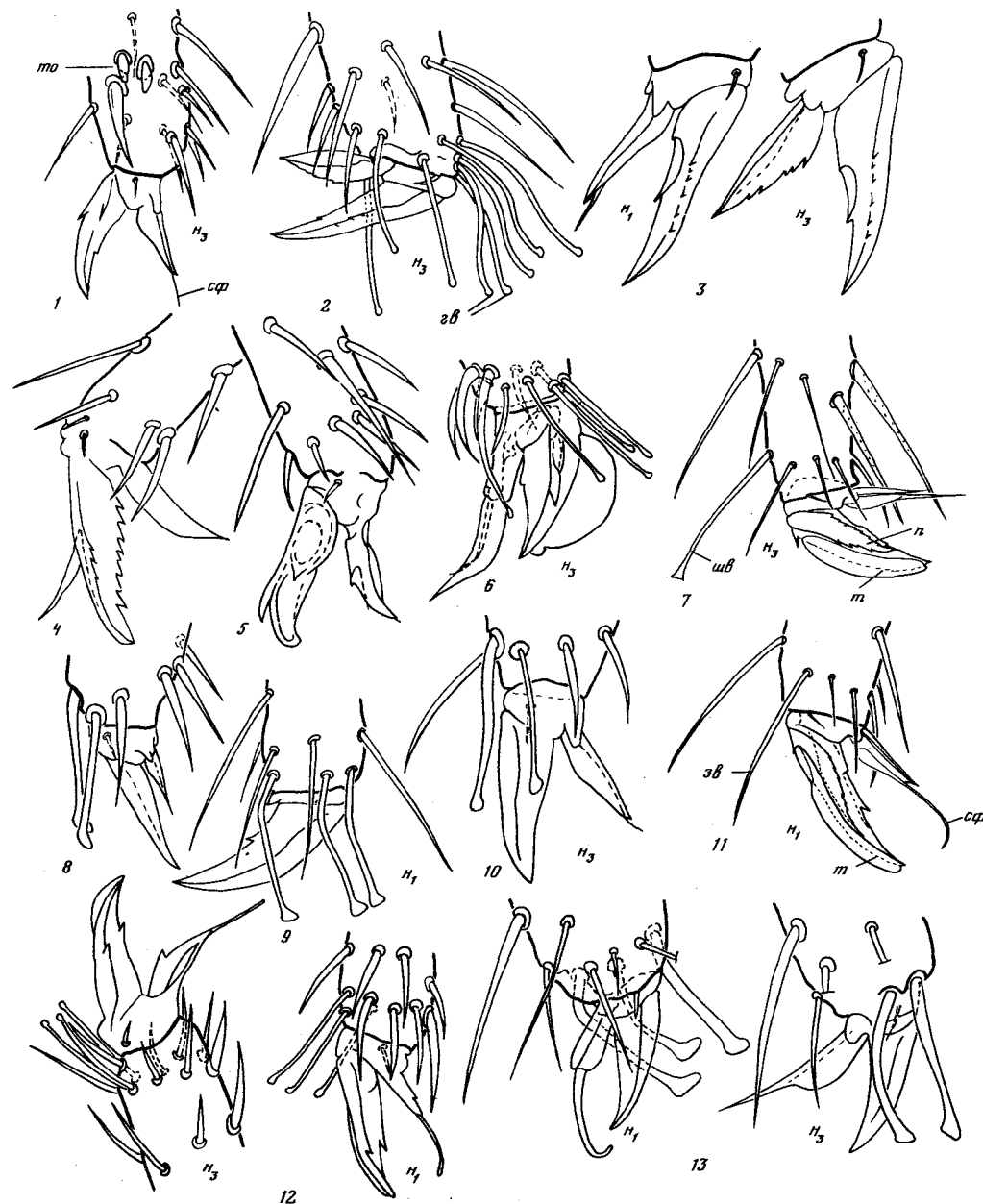


Рис. 83. Подотр. Symphypleona. Дистральные части ног (по Бешу, Бешу и Массу, Даллаи и Мартиноцци, Кассаньо, Стаху, Христиансену и Беллинджеру)

1 — *Sminthurides sexoculatus*; 2, 3 — *Dalianus galae*; 4 — *Disparrhopalites patrizii*; 5 — *Gisinurus malatestae*; 6 — *Vesicephalus occidentalis*; 7 — *Spatulosminthurus flaviceps*; 8 — *Deuterosminthurus flavus*; 9 — *Pseudobourletiella spinata*; 10 — *Bourletiella hortensis*; 11 — *Sminthurus viridis*; 12 — *Betschurinus farmae*; 13 — *Heterosminthurus insignis*. H₁, H₃ — коротки 1-й и 3-й пар ног; тибиотарзальные волоски: шв — шпательвидный, шв — заостренный, сф — субапик. филламент; т — туника; то — тибиотарзальный орган

— Тибготарзусы без шпательевидных хет (рис. 83, 11). Ан. придатки самок длинные; циркуманальные хеты обычные **Sminthurus** Latreille [1802—1803]

Типовой вид: *Podura viridis* Linnaeus, 1758

4-й чл. ус. со вторичными чл. 3-й чл. ус. в базальной части с макрохетами. Постантенная щетинка имеется. Неосминтуроидные хеты отс. Коготки с туникой или без (рис. 83, 11). Эмподий 1-й и 3-й пар ног с ламеллами разной ширины. Трохантеры 3-й пары ног без шипа. Тибготарзусы с длинными торчащими очень слабо головчатыми или заостренными волосками. Генитальное поле самцов с сосочковидным кутикулярным орнаментом (рис. 78, 22).

Распространение: Япония, Европа, С. Америка; в СССР — по всей территории.

СЕМЕЙСТВО BOURLETIELLIDAE

Глазков 8+8. Границы сегментов груди отсутствуют. Тело покрыто простыми тонкими хетами. 4-й членик усиков с вторичными члениками. Межглазничные бугорки отсутствуют. Рисунок грихоботрий А, В, С на большом брюшке линейный. V сегмент брюшка с 2 парами трихоботрий (рис. 77, 12). Тяжи ventральной трубки длинные и бугорчатые. Зацепка у взрослых всегда с 3+3 зубцами (2 зубца + базальный вырост), кроме *Pseudobourletia* (3 зубца + базальный вырост). Трохантеры 3-й пары ног с 5 хетами, 2 овальными органами, но без шипа, хета D₃ имеется. Коготки без туники, с двумя-тремя сильными головчатыми волосками; претарзусы только с одной (передней) хетой. Формула хет на вентр. стороне денс постоянна: 3,3 (или 2), 1, 1. 1. Мукро простой формы, ложковидный (рис. 81, 10), без хеты. Анальные придатки самок разнообразной формы, направлены к анальному отверстию. Половой диморфизм хорошо выражен у многих родов.

Определительная таблица родов

1. Все макрохеты на внутр. стороне тибготарзусов конические 2
- Некоторые макрохеты на внутр. стороне тибготарзусов срезаны или изогнуты на конце (рис. 84, 3, 5) 5
2. Зацепка с 3 зубцами и базальным выростом (как на рис. 79, 11). Эмподий 1-й и 2-й пар ног рудиментарный (рис. 83, 9), 3-й пары ног — нормальный. Денс двусторонне с необычайно длинными многочисленными (около 20) хетами (рис. 81, 20), внутр. хеты с ламеллой **Pseudobourletia** Stach, 1956

Типовой вид: *Sminthurus spinatus* MacGillivray, 1893

4-й чл. ус. с 17 вторичными чл. Коготки без туники. Денс с явным плюрихетозом. Мукро vesлообразный, с мембранозными ламеллами, мукрональная хета отс. Самцы с «назальным» органом (рис. 78, 8) на голове и необычным дорс. органом из загнутых навстречу друг другу шипов на конце бр.

Распространение: п-ов Корея, С. и Ю. Америка.

- Зацепка с 2 зубцами и базальным выростом (как на рис. 79, 9, 10). Эмподий разнообразной формы. Денс с меньшим числом хет, все хеты обычные 3
3. Эмподии всех пар ног б. м. одинаковые, постепенно суживаются к вершине 4
- Эмподий 1-й пары ног узкий, щетинковидный, 2-й и 3-й пар ног с широкой внутр. ламеллой, резко суженной к вершине (рис. 83, 13)

Heterosminthurus Stach, 1955

Типовой вид: *Sminthurus insignis* Reuter, 1876

Тело несколько удлинено и сжато с боков, покрыто длинными тонкими хетами. Ус. в 2 раза длиннее диаметра головы, 4-й чл. ус. вторично поделен. Коготки без зубцов и туники. Тибготарз. волоски длинные, изогнутые, шпательевидные на конце. Ан. придатки самок простые, иногда слабо изогнуты. Самцы обычно мельче, с более узкой головой, более длинными ус. и у большинства видов с торчащими хетами на передн. части головы; дорс. орган на ан. сегм. бр. самца слабо развит или отс.

Распространение: голарктический род; в СССР — вероятно, по всей территории.

4. Самцы с дорсальным органом на конце брюшка, состоящим из хитиновых выростов и шипов (рис. 78, 21). Эмподий с коротким субапикальным филаментом в виде щетинки (рис. 83, 10). Хеты на вентр. стороне денс длиннее расстояния



Рис. 84. Подотр. Symphypleona. Дистальные части ног (по Бешу, Даллаи, Деламау Дебуттиллиу и Массу)

1 — *Papirinus ankaratensis*; 2 — *Neosminthurus clavatus*; 3 — *Prorastriopes pulcher*; 4, 5 — *Kaczabelina varibilis* (4 — коготок, 5 — шипы тибготарзуса); 6 — *Papiriodes*; 7 — *Dicystomina opnata*; 8, 9 — *Dicystoma fusca* (8 — коготок и эмподий, 9 — тибготарзус и коготок I, II ювенильных и взрослой особи); 10 — *Ptenothrix italica*, т — туника; сф — субапик. филамент

между их основанием. Ан. придатки самок обычно широкие, расширены на конце, чешуйковидные. Тело шаровидное

Bourletiella Banks, 1899 sensu Linnaniemi, 1912

Типовой вид: *Sminthurus hortensis* Fitch, 1863

Эмподии всех пар ног одинаковые, с узкой ламеллой. Мукро ложковидный или веслообразный, без мукрональной хеты (рис. 81, 10). Характерна облигатная или факультативная нейтрализация вторичных половых признаков (рис. 18, 6—11).

Распространение: голарктический род; в СССР — вероятно, по всей территории.

- Самцы без дорсального органа. Эмподий обычно без субапикальной щетинки или филамента (рис. 83, 8), реже они имеются. Ан. придатки самок обычно удлиненные. Хеты на вентр. стороне денс, как правило, короче расстояния между их основаниями. Большое бр. несколько сжато с боков и уплощено на спине

Deuterostminthurus Börner, 1901 sensu Stach, 1955.

Типовой вид: *Sminthurus bicinctus* Koch, 1840

Расположение трихоботрий А, В, С почти линейное. Эмподии всех пар ног одинаковы, с узкой ламеллой; у некоторых американских видов эмподий с субапик. щетинкой, либо с апик. или субапик. филаментом (Christiansen, Bellinger, 1980). Ноги обычно с 2—3 головчатыми тибиями. Волосками.

Распространение: голарктический род; в СССР — вероятно, по всей территории.

- 5. Некоторые макрохеты на внутр. стороне тибиятарзусов резко срезаны на конце. Эмподий в нижней части сильно гранулирован, без внутр. ламеллы, субапикально с толстым шпательевидным филаментом (рис. 84, 3); хета a_0 на дорс. вальве самок простая

Prorastriopes Delamare Deboutteville, 1947

Син.: *Andiella* Stach, 1955; *Fasciosminthurus* Gisin, 1960

Типовой вид: *Prorastriopes pulcher* Delamare Deboutteville, 1947

4-й чл. ус. с 7—11 вторичными чл. Тибиятарзусы с внутр. стороны с 3—7 срезанными на конце макрохетами.

Распространение: космополитный род; в СССР — южные районы европейской части.

- Некоторые макрохеты на внутр. стороне тибиятарзусов изогнуты на конце (рис. 84, 5). Коготки и эмподий в основании с крупной грануляцией (рис. 84, 4); эмподий без субапик. филамента. Хета a_0 на дорс. вальве самок раздвоена

Kaszabellina Betsch, 1977

Типовой вид: *Kaszabellina variabilis* Betsch, 1977

Эмподий остроконечный. Самки с 1—13 раздвоенными циркуманальными хетами (рис. 78, 23). Ан. придатки самки удлиненные или лопаточковидные, гладкие или тонко зазубренные по краю, направлены к ан. отверстию.

Распространение: Монголия.

СЕМЕЙСТВО DICYRTOMIDAE

Тело овальное, 1—3 мм. Желтоватые, бурые, фиолетово-черные, иногда с рисунком. Глазков 8+8. Усики длиннее головы, с изгибом между 2-м и 3-м члениками. 4-й членик усика значительно короче 3-го, с вторичным делением. Иногда вторично поделен и дистальный участок 3-го членика (рис. 82, 4). V сегмент брюшка входит в состав большого брюшка, малое брюшко четко отделено. Расположение трихоботрий на теле характерного «дициртомоидного» типа (по: Richards, 1968): большое брюшко с 4 парами трихоботрий (А, В, С, D), из них А расположена на высокой папилле, D может отсутствовать (рис. 77, 15). Вблизи трихоботрии А располагается сенсилла в ямке, с секреторной деятельностью. Хеты, покрывающие тело, различной формы, часто утолщенные и шипообразные. Часть видов с шипообразными макрохетами в затылочной области головы и на других частях тела. Тяжи вентральной трубки длинные и бугорчатые (рис. 79, 7). Зацепка обычно с 3+3 зубцами и базальным пальцевидным выростом (у *Gibberathrix tsugagensis* только с 2+2 зубцами и базальным выростом). Тибиятарзальные волоски на конце не расширены. Внутренняя поверхность тибиятарзусов 3-й пары ног с 2—3 крупными зазубренными модифицированными хетами (рис. 84, 9, 10). Трохантеры 3-й пары ног с 5 хетами (рис. 77, 7). Коготок иногда с туникой. Эмподий с зубцом на внутреннем крае, иногда шиповидным, и длинной апикальной хетой, заостренной или головчатой.

Денс обычно с зазубренными шиповидными хетами (рис. 81, 19). Мукро прямой, с зазубренными ламеллами, без мукрональной хеты. Анальные придатки самок простые, щетинковидные, изогнутые.

Семейство Dicyrtomidae характеризуется рядом признаков, промежуточных между Katiannidae и Sminthuridae—Bourletiellidae (Betsch, 1980)

Определительная таблица триб и родов

- 1. Трихоботрия D имеется у всех возрастов (рис. 77, 15). Тибиятарзусы 3-й пары ног на внутр. стороне с 2 зазубренными модифицированными хетами (рис. 84, 10) триба **Ptenothricini** Richards, 1968 2

- Трихоботрия D отс., начиная со второй ювен. стадии. Тибиятарзусы 3-й пары ног на внутр. стороне с 3 модифицированными зазубренными макрохетами (рис. 84, 9) триба **Dicyrtomini** sensu Richards, 1968 4

- 2. Трихоботрия А имеется 3
- Трихоботрия А отс. **Bothriovulsus** Richards, 1968

Типовой вид: *Ptenothrix pineola* Wray, 1946

4-й и дистально 3-й чл. ус. вторично поделены. Срединный край глазного пятна с шипообразной хетой. С 3—4 рядами толстых шипообразных хет на гр., передней и задней частях большого бр. и на VI сегм. бр. Хеты в средней дорс. части большого бр. нормальные. Субкоккальный отросток имеется. Коготки без туники. Трихоботрия А. отс., В и С в типичной позиции. Денс дорсально с зазубренными хетами. Мукро как у *Ptenothrix*.

Распространение: С. Америка.

- 3. Большое бр. нормальной формы, без выростов на задн. части **Ptenothrix** Börner, 1906

Типовой вид: *Podura atra* Linnaeus, 1758

4-й и дистально 3-й чл. ус. с вторичным делением, как на рис. 82, 4. С шипообразными макрохетами разной длины на дорс. стороне тела, иногда только в задней части бр. Субкоккальный отросток имеется. Зазубренные макрохеты тибиятарзусов 3-й пары ног см. на рис. 84, 10. Расположение трихоботрий «дициртомоидное». Денс с тонко или крупно зазубренными хетами. Мукро мелкозубчатый.

Распространение: выделяют (Yosii, 1969, цит. по: Betsch, 1980) группу голарктических видов типа *P. atra* и голотропических видов рода. В СССР — по всей европейской части, Ю. Сибирь, Д. Восток.

- Большое бр. с выростом различной формы в задн. части (рис. 78, 9) **Papirioides** Folsom, 1924

Типовой вид: *Papirioides jacobsoni* Folsom, 1924

Расположение трихоботрий «дициртомоидное». Межглазничная область, передняя часть большого бр. и ан. сегм. с толстыми шипообразными хетами. Коготки без туники. Дорс. хеты на денс зазубрены в основании. Задн. часть бр. с характерным выростом: длинным, пальцеобразным, либо широким и невисоким. Самцы с межглазничным выростом.

Распространение: Япония, Ю.-В. Азия, о-в Мадагаскар.

- 4. Коготки без туники, со слабо развитой псевдонихией или без нее (рис. 84, 8) **Dicyrtoma** Bourlet, 1847.

Типовой вид: *Papirius fuscus* Lubbock, 1873

Трихоботрия D со второй ювенильной стадии отс. Лицевая и межглазничная части головы, передняя часть большого бр. и ан. сегм. с шипообразными макрохетами. Туника коготков не вздута, псевдонихия слабо развита. Тибиятарзусы 3-й пары ног с 3 зазубренными макрохетами, иногда зазубренность слабая (рис. 84, 9); дорс. хеты на денс крупно зазубрены в основании.

Распространение: Пакистан, Европа, С. Америка; в СССР — вероятно, по всей территории.

- Коготки со вздутой туникой, с хорошо развитой псевдонихией (рис. 84, 7) 5

- 5. С многочисленными шиповидными хетами на голове и передней части большого бр. (рис. 78, 13); хеты на большом бр. вблизи базальной части прыг. вилки нормальные 6

- Все хеты на голове и передней части большого бр. короткие и тонкие; некоторые хеты на большом бр. вблизи базальной части прыг. вилки короткие и шипикообразные, типа «неосминтуроидных» (как на рис. 78, 4).

Calvatomina Yosii, 1966

Типовой вид: *Dicyrtomina (Calvatomina) cruciata* Yosii, 1966

С трихоботриями А, В, С; ан. сегм. и обычно задн. часть большого бр. с шипообразными макрохетами; «фуркальный» сегм. бр. с 2—3 короткими, гладкими или зазубренными шипиками; коготки с туникой и псевдонихией; дорс. хеты на денс гладкие или тонко зазубрены.

Распространение: Япония, Ю.-В. Азия, Африка, Ю. Америка, Австралия, Европа (1 вид).

6. Трихоботрия А имеется. Зацепка с 3 зубцами и базальным выростом (рис. 79, 11)
..... *Dicyrtomina* Börner, 1903

Типовой вид: *Podura minuta* Fabricius, 1783

С шипообразными макрохетами между глазами, в лицевой части головы, передней части большого бр. и на ан. сегм. Коготки с туникой и псевдонихией; тибготарзусы 3-й пары ног на внутр. стороне с 3 зазубренными макрохетами; дорс. хеты на денс тонко зазубрены.

Распространение: Япония, Европа, С. Америка; СССР (европейская часть).

- Трихоботрия А отс. Зацепка с 2 зубцами и базальным выростом (рис. 79, 12)
..... *Gibberathrix* Uchida, 1952

Типовой вид: *Gibberathrix tsugarensis* Uchida, 1952

Большое бр. только с трихоботриями В и С; затылок, межглазничная и лицевая части головы, передняя и задняя части большого бр. и ан. сегм. с редкими шипообразными макрохетами. Коготки с туникой и псевдонихией; внутр. сторона тибготарзусов 3-й пары ног с 3 зазубренными макрохетами. Дорс. хеты на денс тонкие, зазубренные до половины длины. Отличается от прочих *Dicyrtomidae* меньшим числом зубцов на зацепке.

Распространение: Япония.

Определительная таблица промежуточных родов «шарниров» *Symphyleona*

1. Трихоботрия D на V сегм. бр. расположена на очень крупном протуберанце
..... *Katiannina* Maynard et Downs in Maynard, 1951

Типовой вид: *Sminthurus macgilivrayi* Banks, 1897

4-й чл. ус. с 8-12 вторичными чл. ус. со слабо развитой и простой папиллой. Ноги с 9-10 неодинаково утолщенными на вершине головчатыми волосками, коготок с 1 (редко 2) внутр. зубцом, без туники. Хеты на голове и большом бр. тонкие. Расположение трихоботрий А, В, С как у *Katiannidae*, трихоботрия D на V сегм. бр. на очень крупном протуберанце. Мукро с гладкими краями. Хета a_0 на дорс. вальве самок простая. Ан. придатки самок разветвленные до половины длины.

Род с признаками *Katiannidae* и *Bourletiellidae*.

Распространение: С. Америка (США).

Христиансен и Беллинджер (Christiansen, Bellinger, 1980) рассматривают *Katiannina* в качестве подрода *Sminthurinus*, Ричардс (Richards, 1968) считает этот таксон синонимом *Metakatianna* Denis.

- Трихоботрия D на V сегм. бр. расположена на обычном куполовидном возвышении, реже отс.
..... 2

2. Вентр. трубка с гладкими выпячивающимися тяжами. Тело с зубчатыми макрохетами (рис. 78, 14)
..... *Vesicephalus* Richards in Delamare Deboutteville et Massoud, 1964

Типовой вид: *Sminthurus longisetis* Gutrie, 1903

Габитус как у *Sminthurus*. 4-й чл. ус. простой. Межглазничные бугорки хорошо развиты, каждый с короткой, шипообразной хетой на медиальном крае. Сегментация гр. четкая. Трохантеры 3-й пары ног с 4 или только с 3 хетами у взрослых. Овальные органы и трохантеральный шип отс. Тяжи вентр. трубки удлиненные, гладкие. Зацепка с 4+4 зубцами на первой ювенильной стадии, с 3+3 зубцами со второй ювенильной стадии. Макрохеты на голове и бр. толстые и зубчатые. Хеты на дорс. стороне денс шиповатые и зазубренные. Коготок с 5—6 слабо или сильно утолщенными торчащими головчатыми волосками, с туникой (рис. 83, 6) или без нее. Формула хет на вентр. стороне денс короткая (3, 1). Мукро с зубчатой внутренней стороной, без мукрональной хеты. Ан. придатки самок пальмовидно разветвленные. Род с признаками *Katiannidae*, *Sminthuridae*, *Bourletiellidae*.

Распространение: С. Америка.

- Вентр. трубка с более или менее бугорчатыми выпячивающимися тяжами. Тело без зубчатых макрохет.
..... 3

3. Эмподий с сильно расчлененным гипертрофированным субапикальным филаментом (рис. 84, 1)
..... *Papirinus* Yosii, 1954

Типовой вид: *Papirinus prodigiosus* Yosii, 1954

Тело округлое, с четкой сегментацией на дорс. стороне гр. Усики короткие, 4-й чл. незначительно короче 3-го, простой. Голова с межглазничными бугорками. Задн. часть большого бр. с тупыми палочковидными макрохетами и длинной тонкой хетой перед каждой таковой (рис. 78, 6). Зацепка с 2 зубц. и базальным выростом. Трихоботрии редуцированы: со второй ювенильной стадии только с трихоботрией С. Тяжи вентр. трубки с 1 или 2 рядами бугорков. Тибготарзусы 3-й пары ног с внутр. стороны с 2 крючковидно изогнутыми на вершине шипообразными прямыми макрохетами. Коготки со вздутой туникой. Мукро ложковидный, с фестончатым внутренним краем, без мукрональной хеты, вырезан на конце. Ан. придаток самок разветвленный, направлен к генитальному полю.

Распространение: Япония, Непал, Ю. Африка, о-в Мадагаскар; СССР (Д. Восток).

Род с признаками *Katiannidae* и *Sminthuridae*—*Bourletiellidae* линии *Neosminthurus*—*Sphyrrotheca*.

- Эмподий без гипертрофированного филамента
..... 4

4. Трохантеры 3-й пары ног с трохантеральным органом; a_0 на дорсальной лопасти самок раздвоена
..... *Betschurinus* Dallai et Martinozzi, 1980

Типовой вид: *Betschurinus farmae* Dallai et Martinozzi, 1980

Мелки 0,6—0,9 мм. Глазков 8+8. Габитус как у *Sminthurinus*. 4-й чл. ус. простой. Расположение трихоботрий А, В, С треугольное, как у *Katiannidae*. Трохантеры 3-й пары ног с 4 хетами, трохантеральный орган (хета D_2) в виде односторонне зазубренного шипа с круглым основанием. Коготок с 3 тибготарз. головчатыми волосками и небольшой туникой (рис. 83, 12). Мукро с гладким наружным и мелкозубчатым внутр. краем. Зацепка с 3+3 зубцами и базальным выростом. Ан. придаток самок пальмовидно разветвлен. По наличию раздвоенной a_0 сходен со *Sminthurinus* и *Stenognethellus*, по отсутствию «неосминтуроидных» хет и папиллы на 3-м чл. ус.— с *Gisinianus*, по наличию выпячивающихся бугорчатых тяжей вентр. трубки, небольшому числу головч. волосков и различию в строении эмподий 1-й и 3-й пар ног — с некоторыми *Bourletiellidae*.

Распространение: Италия.

- Трохантеры 3-й пары ног обычно без трохантерального органа; a_0 на дорсальной лопасти самок простая
..... 5

5. 4-й чл. ус. с неясным подразделением. Тяжи вентр. трубки с 1 продольным рядом бугорков
..... *Rusekianna* Betsch, 1977

Типовой вид: *Rusekianna mongolica* Betsch, 1977

Довольно мелкие; 0,9 мм. Глазков 8+8. Ус. длиннее диаметра головы. Расположение трихоботрий А, В, С треугольное, как у *Katiannidae*. Зацепка с 3+3 зубц. и базальным выростом. Тибготарзусы с 6—7 головч. волосками и овальными органами в базальной части. Эмподий 3-й пары ног с широкой внутр. ламеллой и короткой субапик. щетинкой. Формула хет на вентр. стороне денс короткая (4, 1, 1). Мукро мелко зазубрен только с внутр. стороны. Ан. придаток самок веерообразно разветвлен на вершине.

Распространение: Монголия.

- 4-й чл. ус. простой. Тяжи вентр. трубки, кроме продольного ряда бугорков, имеют скопление бугорков в апик. части (рис. 79, 5)
..... *Millsurus* Betsch, 1977

Типовой вид: *Neosminthurus sminthurinus* Mills, 1934

Длина 1,7 мм. 3-й чл. ус. без папиллы. Глазков 8+8. Расположение трихоботрий А, В, С треугольное. Зацепка с 3 зубц. и базальным выростом. Коготки без туники. Ноги с 10—11 тибготарз. головч. волосками. Формула хет на вентр. стороне денс короткая (3, 2, 1.....1). Внутр. край мукро с мелкими округлыми зубчиками, наружный — гладкий. Ан. придаток самки пальмовидно разветвлен на вершине.

Род близок к роду *Polykatianna* Salmon, 1946 сем. *Katiannidae*, отличается бугорчатостью тяжей вентр. трубки в апик. части.

Распространение: С. Америка (шт. Иллинойс).

ЛИТЕРАТУРА

- Алейникова М. М. Изменение структуры животного населения почв в биогеоценозах под влиянием антропогенных факторов // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. V Всесоюз. совещ. Вильнюс: Минтис, 1975. С. 50—51.
- Алейникова М. М., Артемьева Т. И., Самсонова С. М. Экспериментальное изучение процесса разложения органических веществ // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 75—78.
- Ананьева С. И., Чернов Ю. И. Ногохвостки (Collembola) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 148—153.
- Артемьева Т. И. Влияние удобрений на почвенную фауну паровых полей // Животное население почв агробиоценозов и его изменения под влиянием сельскохозяйственного производства. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1969. С. 106—125.
- Бабенко А. Б. Особенности формирования группировок коллембол в ходе первичного почвообразования в техногенных условиях // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 159—165.
- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М.: Высш. шк., 1980. 3-е изд. 416 с.
- Беккер Э. Г. Collembola и споровые растения // Зоол. журн. 1947. Т. 36, вып. 1. С. 35—40.
- Блинные В. И. Влияние возрастающих доз минерального удобрения на комплекс микроартропод пахотных почв с разной степенью оподзоленности // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 176—186.
- Блинные В. И., Хлыстовский А. Д., Корнеенко Е. Ф. Влияние минеральных удобрений на комплекс микроартропод в дерново-подзолистых почвах // Почвоведение. 1982. Вып. 1. С. 77—85.
- Варшав Е. В. О питании и влиянии диеты на жизненный цикл коллембол // Гельминты и их промежуточные хозяева. Горький: Изд-во Горьк. пед. ин-та, 1985. С. 89—92.
- Второв И. П. Вертикальное распределение микроартропод в лесном черноземе под байрачными лесами восточной Украины // Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988.
- Второв И. П., Мартынова Е. Ф. Динамика сообществ коллембол. Фрунзе: Илим, 1974. 92 с.
- Гиляров М. С. Эволюция способов оплодотворения наземных членистоногих // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 5. С. 707—735.
- Гиляров М. С. Класс Насекомые // Жизнь животных. Т. 3. М.: Просвещение, 1969. С. 153—198.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 262 с.
- Гиляров М. С. Коллемболы, их место в системе, особенности и значение // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 3—11.
- Гиляров М. С., Семенова Л. М. Эволюция кутикулы членистоногих // Успехи соврем. биологии. 1963. Т. 56, вып. 5. С. 208—227.
- Григорьева Т. Г. Ногохвостки — Collembola // Животный мир СССР. Т. 3. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 432—437.
- Зинченко В. А., Вяткина Н. И. Определение остаточных количеств диазонина в почве биологическим методом // Поведение, превращение и анализ пестицидов и их метаболитов в почве. Пушкино, 1973. С. 144—147.
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 256 с.
- Капин Г. Ю. Распределение коллембол в удобренной и удобренной пахотной дерново-подзолистой почве // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 179—186.
- Козловская Л. С. Отношения некоторых коллембол с микроорганизмами // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л.: Наука, 1980а. С. 124—134.
- Козловская Л. С. Отношения почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980 б. С. 237—250.
- Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 288 с.
- Кузнецова Н. А. Энергетическая оценка роли коллембол в разложении подстилки в ельнике // Антропогенное воздействие на фауну почв. М.: Изд-во МГПИ, 1982. С. 36—42.
- Кузнецова Н. А. Распределение коллембол по генетическим слоям подстилки в ельнике зеленомошно-волосистоосоковом // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1983. Ч. 2. С. 5—11.
- Кузнецова Н. А. Фауна и население коллембол хвойных лесов Европейской части СССР. Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1985. 17 с.
- Кузнецова Н. А., Бабенко А. Б. Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 57—67.
- Мартынова Е. Ф. Отряд Podura (Collembola) // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. М.: Л.: Наука, 1964. С. 42—101.
- Мартынова Е. Ф. Ногохвостки семейства Isotomidae (Collembola) в фауне СССР. Подсемейство Anurphorinae // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 11. С. 1639—1657.
- Мартынова Е. Ф. Отряд Collembola — ногохвостки // Определитель насекомых Дальнего Востока. М.: Л.: Наука, 1986. С. 40—83.
- Мельников О. А. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела членистоногих в связи с проморфологией и морфологической эволюцией этих животных // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, вып. 6. С. 858—873.
- Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 280 с.
- Паников Н. С., Симонов Ю. В. Влияние микроартропод на скорость разложения растительного опада // Экология. 1986. Вып. 4. С. 10—17.
- Потапов М. Б. Возможные механизмы регуляции плотности популяции у Folsomia candida Willem (Collembola, Apterygota) // Тез. докл. IX Междунар. коллоквиума по почвенной зоологии. Вильнюс, 1985. С. 366.
- Прохорова З. А., Чернова Н. М. Многолетняя периодичность в изменениях свойств пахотных почв и их животного населения // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. кн. 2. Ашхабад, 1984. С. 63—65.
- Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, вып. 4. С. 543—554.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. М.: Мир, 1985. 570 с.
- Семенова Л. М. Морфо-экологическая характеристика пищеварительной системы ногохвосток (Collembola) с грызущим ротовым аппаратом // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 3. С. 379—383.
- Симонов Ю. В. Количественная оценка участия микроартропод в гумификации растительных остатков // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277, вып. 4. С. 1017—1019.
- Стебаев И. В. Изменение животного населения почв в ходе развития их на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесолуговых ландшафтах Южного Урала // Pedobiologia. 1963. Bd. 2, N. 4. С. 265—309.
- Стебаев И. В., Тиглянова А. А., Мордович В. Г. и др. Животное население и узловая морфо-функциональная структура биогеоценозов горно-котлованных степей юга Сибири // Зоол. журн. 1968. Т. 43, вып. 2. С. 1603—1620.
- Стебаева С. К. Экологическое распределение ногохвосток (Collembola) в лесах и степях Южной Тувы // Pedobiologia. 1963. Bd. 3, N. 1. С. 75—85.
- Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 10. С. 1437—1454.
- Стебаева С. К. Мозаичность распределения ногохвосток в искусственных хвойных насаждениях // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1971. С. 181—184.
- Стебаева С. К. Экология ногохвосток Юго-Восточного Алтая // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. С. 24—130.
- Стебаева С. К. Резистентность ногохвосток (Collembola) различных жизненных форм к сухости // Зоол. журн. 1975а. Т. 54, вып. 11. С. 1609—1617.
- Стебаева С. К. Специфика заселения ногохвостками (Collembola) муравейников лесостепной зоны Сибири // Проблемы почвенной зоологии: Материалы V Всесоюз. совещ. Вильнюс, 1975 б. С. 288—290.
- Стебаева С. К. Соотношение фитогенных и мирмекогенных скоплений ногохвосток (Collembola) в Туве // Полезные и вредные насекомые Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 5—12.
- Стебаева С. К. Структура сообществ коллембол при различных типах рекультивации в Кузбассе и на КАТЭКе: Тез. докл. IX Междунар. коллоквиума почвенной зоологии. Вильнюс, 1985 а. С. 373.
- Стебаева С. К. Новые виды коллембол (Collembola, Isotomidae, Onychiuridae) из горной тайги Кузнецкого Алатау // Систематика и биология членистоногих и гельминтов. Новосибирск: Наука, 1985б. С. 37—51.
- Стебаева С. К., Бондаренко Е. П., Шадрин В. И. Сукцессионные изменения населения ногохвосток при зарастании осушенных термокарстовых озер Чуколки // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 129—158.
- Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.
- Сукачкен И. К. Влияние известкования и удобрения на коллембол // Влияние агротехники на почвенных беспозвоночных. Вильнюс: Маклас, 1974. С. 350—362.
- Сукачкен И. К. Collembola // Влияние пестицидов на педобиоты и биологическую активность почв. Вильнюс: Маклас, 1982. С. 110—116.
- Терешкова Е. В., Смелова О. С. Сравнительное распределение коллембол возле растений с разными типами корневых систем // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 375—379.
- Утробина Н. М. Влияние удобрений и гексахлорана на численность и видовой состав почвообитающих беспозвоночных в серой лесной почве под кукурузой // Материалы по фауне и экологии беспозвоночных. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. С. 162—175.
- Утробина Н. М., Орлов О. Н., Артемьева Т. И. Влияние загрязнения почвы нефтью на коллембол // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 172—178.
- Челмоков В. Г. Морозостойкость ногохвостки Tomocerus vulgaris (Collembola) и факторы,

- ее определяющие // Зоол. журн., 1975. Т. 54, вып. 4. С. 617—619.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 166 с.
- Чернов Ю. И., Стригайова Б. Р., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Д. Животный мир полярных пустынь мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 35—49.
- Чернова Н. М. Зоологическая характеристика компостов. М.: Наука, 1966. 154 с.
- Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.
- Чернова Н. М. Особенности динамики микроартропод в пахотных почвах // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Киев, 1981. С. 245—247.
- Чернова Н. М. Распределение микроартропод в пахотной почве // Антропогенное воздействие на фауну почв. М.: Изд-во МГПИ, 1982. С. 3—9.
- Чернова Н. М. Принципы количественного анализа населения коллембол // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 29—42.
- Чернова Н. М., Чугунова М. Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации // Pedobiologia. 1967. Bd. 7, N 1. С. 67—87.
- Шаров А. Г. О системе первичнобескрылых насекомых // Тр. Ин-та морфологии им. А. Н. Северцова. 1959. Вып. 27. С. 175—186.
- Юрьева Н. Д. Влияние рекреации на население мелких членистоногих в подстилке и почве березняков в Подмоскowie // Фауна и экология беспозвоночных животных. М.: Изд-во МГПИ, 1976. Ч. 1. С. 46—55.
- Addison J. A. Biology of Hypogastrura tullbergi (Collembola) at high arctic site // Holarctic Ecol. 1981. Vol. 4. P. 49—58.
- Addison J. A., Parkinson D. Influence of collembolan feeding activities soil metabolism at high arctic site // Qikos. 1978. Vol. 30. P. 529—538.
- Agreel J. Studies on the post-embryonic development of Collembolus // Ark. zool. A. 1948. Vol. 41, N 12. P. 1—35.
- Aitschison C. W. Winter-active subnivean invertebrates in Southern Canada. I. Collembola // Pedobiologia. 1979. Bd. 19. S. 113—120.
- Allmen M. von, Zettl P. Contribution to the Cold-Hardiness of Entomobrya nivalis (Collembola) from the Swiss Prealps // Zool. Jb. Syst. 1984. Bd. 111. S. 231—244.
- Altner, H., Thies G. The postantennal organ: a specialized unicellular sensory input to the protocerebrum in apterygotan insects (Collembola) // Cell und Tissue Res. 1976. Vol. 167. N 1. P. 97—110.
- Barra J. A. Les photorécepteurs des collembolus, étude ultrastructurale. I. L'appareil dioptrique // Ztschr. Zellforsch. 1971. Bd. 117, H. 3. S. 322—353.
- Barra J. A. Le développement postembryonnaire de Pseudosinella decipiens et P. impediens (Collembolus). II. Etude de la croissance // Ann. spéleol. 1975. Vol. 30, N 2. P. 451—461.
- Bauer T. Die Feuchtigkeit als steuernder Faktor für das Kletterverhalten von Collembolen // Pedobiologia. 1979. Bd. 19. S. 165—175.
- Becker E. G. Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen // Ztschr. wiss. Zool. 1910. Bd. 94. S. 327—399.
- Becker E. G. Zur Frage über den Bau des Postantennalorgan bei Collembola // Zool. J. Moscow. 1932. Vol. 12. P. 130—135.
- Bellinger P. F. Studies of soil fauna with special reference to the Collembola // Conn. Agric. Expt. Sta. Bull. 1954. Vol. 583. P. 1—67.
- Bellinger P. Possible adaptive coloration in Poduroid Collembola // Entomol. News. 1960. Vol. 71, N 10. P. 254—256.
- Bellinger P. A new family of Collembola (Arthropleona, Tracheata) // Caribb. J. Sci. 1985. Vol. 21, N 3/4. P. 117—123.
- Betsch J.-M. Contribution à l'étude de la reproduction chez les Bourletiellinae (Collembola, Symphypleones) // Pedobiologia. 1974. Bd. 14. S. 179—181.
- Betsch J.-M. Etude des Collembolus de Madagascar. IV. Deux nouveaux genres de Symphypleones à dimorphisme sexuel important: Parabourletiella et Richardsitas // Rev. écol. et biol. sol. 1975. Vol. 12, N 2. P. 477—485.
- Betsch J.-M. Éléments pour une monographie des Collembolus Symphypleones // Mém. Mus. nat. hist. natur. A. 1980. Vol. 116. P. 1—227.
- Betsch-Pinot M.-C. Description du spermatophore d'Isotoma viridis Bourlet, 1839 (Isotomidae) et comparaison des spermatophores connues dans chaque groupe de Collembolus // Rev. écol. et biol. sol. 1974. Vol. 11, N 4. P. 541—552.
- Betsch-Pinot M.-C. Le comportement reproducteur de Sminthurus viridis (L.) (Collembola, Symphypleona) // Ztschr. Tierpsychol. 1976. Bd. 40. S. 427—439.
- Betsch-Pinot M.-C. Les parades sexuelles primitives chez les collembolus symphypleones // Rev. écol. et biol. sol. 1977. Vol. 14, N 1. P. 15—19.
- Blancquaert J. P., Mertens J. Mating behaviour in Sphaeridia pumilis (Collembola) // Pedobiologia. 1977. Bd. 17, H. 5. S. 343—349.
- Blancquaert J. P., Coessens R., Mertens J. Life history of some Symphypleona (Collembola) under experimental conditions. II. Postembryonal development and reproduction // Rev. écol. et biol. sol. 1981. Vol. 18, N 3. P. 373—390.
- Blancquaert J. P., Mertens J., Coessens R. Annual cycle of populations of Sphaeridia pumilis (Collembola) // Ibid. 1982. Vol. 19, N 4. P. 605—611.
- Block W. Low temperature tolerance of soil arthropods. Some recent advances // New trends in soil biology / Ed. Lebrun Ph.: Proc. VIII Intern. Coll. Soil Zoology. Louvain-la-Neuve. 1983. P. 427—432.
- Block W., Spömm L. Studies of arthropod cold hardiness // Brit. Antarct. Surv. Bull. 1982. Vol. 53. P. 265—266.
- Bockemuhl J. Die Apterygoten des Spitzbergs bei Tübingen, eine faunistisch-ökologische Untersuchung // Zool. Jb. Abt. 3. 1956. Bd. 84, N 2/3. S. 113—194.
- Booth R. I., Anderson J. M. The influence of fungal quality on the growth and fecundity of Folsomia candida (Collembola: Isotomidae) // Oecologia. 1979. Vol. 38. P. 317—323.
- Bourgeois A. Polymorphisme et épitoque chez Ceratophysella tuberculata (Collembola, Hypogastruridae) // Rev. écol. et biol. sol. 1973. Vol. 10. P. 589—601.
- Brauns A. Praktische Bodenbiologie. Stuttgart: Fischer, 1968. 470 S.
- Bretfeld G. Grundzüge des Paarungsverhaltens europäischer Bourletiellini (Collembola, Sminthuridae) und daraus abgeleitete taxonomisch-nomenklatorische Folgerungen // Ztschr. zool. Syst. 1970. N 8. S. 259—273.
- Brinck P. Malacopoder, fåtötingar, insektartade I. // Djurens värld / Ed. B. Hanström. Malmö: Norden AB, 1962. Bd. 2. H. 2.
- Butcher J. W., Snider R. M., Aucamp J. L. Investigations on biology of selected microarthropods and their role in DDT degradation // Organisms du sol et production primaire: IV Colloquium pedobiol. Dijon. Paris, 1971. P. 69—72.
- Culik M., Deharveng L. First record of the marine intertidal collembolan Xenylla affinis (Hypogastruridae) for North America // Entomol. News. 1986. Vol. 97, N 5. P. 201, 202.
- Dallai R. First data on the ultrastructure of the postantennal organ of Collembola // Rev. écol. et biol. sol. 1971. Vol. 8, N 1. P. 11—29.
- Dallai R. Considerations on the cuticle of Collembola // Ibid. 1977. Vol. 14, N 1. P. 117—124.
- Dallai R. Investigation on collembola. XXIV. On the systematic of Neelidae with redescription of Neelides folsomi Caroli // Animalia. 1979. Vol. 6, N 1/3. P. 271—281.
- Dallai R., Franciulli P. P., Petrucci R. Further data on geneenzyme diversity in some Neanuridae (Collembola) // Тез. докл. IX Междунар. коллоквиума почвенной зоологии, Вильнюс, 1985. P. 340.
- Deharveng L. Etude chaetotaxique des Collembolus Isotomidae, premier résultats // Bull. Mus. nat. hist. natur. Zool. 1977. N 318. P. 597—619.
- Deharveng L. Contribution à l'étude des Anurophorinae à épines anales (Collembola, Isotomidae) // Rev. écol. et biol. sol. 1978. Vol. 15, N 4. P. 551—573.
- Deharveng L. Chétotaxie sensillaire et phylogénèse chez les collembolus Arthropleona // Trav. Lab. ecobiol. Arthropodes Edaphiques. 1979. Vol. 1, N 3. P. 1—15.
- Deharveng L. La chétotaxie dorsale de l'antenne et son intérêt phylogénétique chez les Collembolus Neanuridae // Nouv. rev. entomol. 1981a. Vol. 11, N 1. P. 3—13.
- Deharveng L. Collembolus des Îles subantarctiques de l'océan Indien. Mission J. Travé, 1972—1973 // Com. nat. franç. rech. antarct. 1981b. Vol. 48. P. 33—109.
- Deharveng L. La famille des Odontellidae: Phylogénèse et taxonomie // Trav. Lab. Ecobiol. Arthropodes Edaphiques. 1981c. Vol. 3, N 1. P. 1—21.
- Deharveng L. Cle de détermination des genres de Neanurinae (Collembolus) d'Europe

et de la region mediterraneenne avec description de deux nouveaux genres // Ibid. 1982. Vol. 3, N 4. P. 7—13.

Deharveng L. Morphologie evolutive des Collembolles Neanurinae et particulier de la lignee neanurienne // Ibid. 1983. Vol. 4, N 2. P. 1—63.

Deharveng L. Polymorphisme et polytypisme morphologiques chez quelques Neanurinae europeens // Rev. ecol. et biol. sol. 1984. Vol. 21, N 4. P. 533—562.

Delamare Deboutteville Cl. Recherches sur les Collembolles termitophiles et myrmecophiles // Arch. zool. exp. et gen. 1948. Vol. 85. P. 261—425.

Delamare Deboutteville Cl., Massoud Z. Revision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, collembole du Cretace, et remarques sur sa position systematique // Rev. ecol. et biol. sol. 1968. Vol. 5. P. 619—630.

Dunger W. Untersuchungen über Laubstreuersetzung durch Collembolen // Zool. Jb. Abt. 3. 1956. Bd. 1. S. 75—98.

Dunger W. Tiere im Boden. Wittenberg, Lutherstadt, 1964. 265 S. (Neue Brehm=Bucherei; Bd. 327).

Dunger W. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebauers // Abh. und Ber. Naturkundmus. Götting. 1968. Bd. 43, H. 2. S. 1—256.

Edwards C. A., Heath G. W. The role of soil animal in breakdown of leaf material // Soil organisms / Eds. J. Doeksen, J. van der Drift. Amsterdam: North-Holland Publ. Comp., 1963. P. 76—84.

Eijsackers H. Side effects of the herbicide 2, 4, 5-T affecting mobility and mortality of the springtail *Onychiurus quadriocellatus* Gisin (Collembola) // Ztschr. angew. Entomol. 1978. Bd. 86, H. 4. S. 349—372.

Eisenbeis G. Physiological absorption of liquid water by collembola: absorption by the ventral tube at different salinities // J. Insect. Physiol. 1982. Vol. 28, N 1. P. 11—20.

Eisenbeis G., Wichard W. Histochemischer Chlordinachweis in Transportepithel am Ventraltubus arthropoener Collembolen // Ibid. 1975. Vol. 21, N 1. P. 231—236.

Ellis W. N., Bellinger P. F. An annotated list of the generic names of Collembola (Insecta) and their type-species // Monogr. Ned. entomol. Ver. 1973. Vol. 7. P. 1—74.

Ellis W. N., Bellinger P. F. Generic names of Collembola: supplement 1973—1983 // Tijdschr. entomol. 1984. Vol. 127, N 1. P. 1—15.

Farahat A. Z. Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari // Pedobiologia. 1966. Bd. 6, H. 3/4. S. 258—268.

Fjellberg A. Observation of *Onychiurus nervosus* Stach, 1954 in Eastern Norway (Collembola, Onychiuridae) // Norsk. Entomol. tidsskr. 1973. Vol. 20. P. 263—265.

Fjellberg A. Problems and methods in current research on Collembola systematics // Zool. Scripta. 1976a. Vol. 5, N 3/4. P. 167—169.

Fjellberg A. Cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* Schott, 1983 (*mucronata* Axelson, 1900)

syn. nov. (Collembola, Isotomidae) // Rev. ecol. et biol. sol. 1976b. Vol. 13. P. 381—384.

Fjellberg A. Identification keys to Norwegian Collembola. Norsk entomol. foren., 1980. 152 p.

Fjellberg A. The maxillary outer lobe, an important systematic tool in Isotomidae (Collembola) // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1984. Vol. 114, N 1. P. 83—88.

Fjellberg A. Arctic Collembola. I. The collembolan fauna of Alaska. Families Poduridae, Hypogastruridae, Odontellidae, Brachystomellidae and Neanuridae // Entomol. Scand. Suppl. 1985a. Vol. 21. 126 p.

Fjellberg A. Elements of dorsal chaetotaxy in Neanuridae with descriptions of two new species of Anuridae (Collembola) // Entomol. Scand. 1985b. Vol. 15. P. 349—362.

Gama M. M., da. Collembolos de Portugal Continental // Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra. 1964. Vol. 292. P. 1—252.

Ghiradella H., Radigan W. Colembolan cuticle: wax layer and antiwetting properties // J. Insect. Physiol. 1974. Vol. 20, N 2. P. 301—306.

Gisin H. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels // Rev. Suisse Zool. 1943. Bd. 50. S. 131—224.

Gisin H. Colembolenfauna Europas // Mus. Hist. Natur. Genève. 1960. P. 1—312.

Gisin H. Collembolles d'Europe. V // Rev. Suisse Zool. 1963. Vol. 70. P. 77—101.

Goto H. E. On the use of chlorazol black as an aid to the identification of Collembola // Pedobiologia. 1964. Bd. 3. S. 253—258.

Greenslade P., Whalley P. E. S. The systematic position of *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik (Collembola), the earliest known hexapod // II Intern. Sem. Apterygota. Siena, 1986. P. 319—324.

Gregoire-Wibo C. Etude l'effect de pesticides betteraviers sur certain ravageurs et sur la faune endogee et epigee participant a la fertilite du sol et au controle naturel de populations auisibles // Inst. Belge Amelior. Betterave. 1980. Vol. 48, N 3. P. 133—165.

Gruia M. Quelques observations morphologiques sur le developpement de *Neanura tatricola* (Insecta Apterygota, Collembola) // Pedobiologia. 1974. Bd. 14, H. 2/5. S. 212—220.

Hagvar S. Collembola in Norwegian coniferous soils. II. Vertical distribution // Ibid. 1983. Bd. 25, H. 6. S. 383—401.

Hagvar S. Ecological studies of microarthropods in forest soils with emphasis on relations to soil acidity: Doctoral diss. Oslo, 1984. 35 p.

Hale W. G. Observation on the breeding biology of Collembola // Pedobiologia. 1965. Bd. 5. S. 146—152.

Handschin A. Die systematische Stellung der Collembolen // Proc. X Intern. Congr. Entomol., 1956. Montreal, 1958. Vol. 1. P. 499—508.

Hanton R. D. G., Andersen J. M. The effect of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter // Oecologia (Berlin), 1979. Vol. 38. P. 93—99.

Huhta V., Ikonen E., Vilkamaa P. Succession of invertebrate populations in artificial soil made of sewage sludge and crushed bark // Ann. zool. fenn. 1979. Vol. 16. P. 223—270.

Hüther W. Beitrag zur Gattung *Willemia* Börner (Collembola) // Zeits. Entomol. 1962. Bd. 12, H. 5/6. S. 511—526.

Hutson B. R. Influence of pH, temperature and salinity of four species of Collembola // Pedobiologia. 1978. Bd. 18, H. 3. S. 163—179.

Joesse E. N. G. Ecological aspect of aggregation in Collembola // Rev. ecol. et biol. sol. 1971. Vol. 8, N 9. P. 91—97.

Joesse E. N. G., Velkamp E. Some aspects of growth, moulting and reproduction in five species of surface dwelling Collembola // Neth. J. Zool. 1970. Vol. 20, P. 315—328.

Joesse E. N. G., Verhoef H. A. On the aggregational habits on surface dwelling Collembola // Pedobiologia. 1974. Bd. 14. S. 245—249.

Joesse E. N. G., Verhoef S. C. Lead tolerance in Collembola // Ibid. 1983. Bd. 25. S. 11—18.

Kaczmarek M. Jahreszeitliche Quantitätsschwankungen der Collembolen verschiedener Waldbiotore der Puszcza Kampinowska // Ecol. pol. Ser. A. 1963. Vol. 11, N 4. P. 127—139.

Kaczmarek M. An analysis of Collembola communities in different pine forest environments // Ecol. pol. 1976. Vol. 23, N 2. P. 265—293.

Karg W. Über die Wirkung von Hexachlorcyclohexan auf die Bodenbiozönose unter besonderer Berücksichtigung der Acarina // Nachrichten bl. dt. Pflanzenschutzdienst. Berlin, 1961. Bd. 15. S. 23—33.

Karg W. Untersuchungen über die Wirkung von Dinitroorthokresol (DNOK) auf die Mikroarthropoden des Bodens unter besonderer Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Mikroflora und Mesofauna // Pedobiologia. 1964. Bd. 4, H. 3. S. 138—157.

Karuhize G. The structure of the postantennalorgan in *Onychiurus* sp. (Insecta, Collembola) and its connection of the control nervous system // Ztschr. Zellforsch. 1971. Bd. 118, H. 2. S. 263—282.

Knight C. B., Angel R. A. A preliminary study on the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola) // Amer. Midland Natur. 1967. Vol. 77. P. 510—516.

Kowal N. E., Grossly D. S. The ingestion of microarthropods in pine mor estimated with radioactive calcium // Ecology. 1971. Vol. 52, N 5. P. 444—452.

Kristensen N. P. The phylogeny of hexapod «orders». A critical review of recent accounts // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionforsch. 1975. Bd. 13, H. 7. S. 1—44.

Lawrence P. N. Studies on the tibiotarsal chaetotaxy of Collembola // Syst. Entomol. 1977. Vol. 2. P. 313—317.

Lawrence P. N. The terminology of terminalia and cartography of chaetotaxy in the Collembola, its evolutionary significance and systematic utility // I Intern. Sem. Apterygota. Siena, 1980. P. 69—80.

Lawrence P. N., Massoud Z. Cuticle struc-

tures in the Collembola (Insecta) // Rev. ecol. et biol. sol. 1973. Vol. 10, N 1. P. 77—101.

Lee B.-H. A new subfamily Capitanurinae with two new species of neanurid Collembola from Korea and evolutionary considerations // Korean J. Entomol. 1983. Vol. 13, N 1. P. 27—36.

Leinaas H. P. *Isotoma blekeni* n. sp. (Collembola, Isotomidae) from coniferous forest in Norway. Ecological segregation of related, coexisting species // Rev. ecol. et biol. sol. 1980. Vol. 17, N 2. P. 281—289.

Leinaas H. P., Bleken E. Egg diapause and demographic strategy in *Lepidocyrtus lignorum* Fabricius (Collembola, Entomobryidae) // Oecologia (Berlin). 1983. Vol. 58. P. 194—199.

Leinaas H. P., Fjellberg A. Habitat structure and life history strategies of two partly sympatric and closely related, lichen feeding Collembola species // Oikos. 1985. Vol. 44. P. 448—458.

Leinaas H. P., Sømme Z. Adaptations in *Xenylla maritima* and *Anurophorus laticis* (Collembola) to lichen habitats on alpine rocks // Ibid. 1984. Vol. 43. P. 197—206.

Lobbis P. V. The postembryonic development of the thoracic chaetotaxy of *Protaphorura armata* and *P. furcifer* (Collembola, Onychiuridae) // Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam. 1977. Vol. 6, N 4. P. 31—38.

Mais K. Beitrag zum Wasserhaushalt oberflächenbewohnender hemiedaphischer und euedaphischer Collembolen // Pedobiologia. 1970. Bd. 10. S. 81—103.

Massoud Z. Monographie des Neanuridae, Collembolles Poduromorphes à pièces buccales modifiées // Biol. Amér. Austral. 1967. Vol. 3. P. 7—399.

Massoud Z. Etude de l'ornementation épicuticulaire du tégument des Collembolles au microscope électronique à balayage // C. r. Acad. sci. 1969. Vol. 268. P. 1407—1409.

Massoud Z. Contribution à la connaissance morphologique et systématique des Collembolles Neelidae // Rev. ecol. et biol. sol. 1971. Vol. 8. P. 195—198.

Massoud Z., Ellis W. Proposition pour une classification et une nomenclature cohérente des phanères des Collembolles européennes // Ibid. 1977. Vol. 14, N 1. P. 163—179.

Massoud Z., Pinot M. C. Comportement de ponte chez les Collembolles Arrhopalites Börner // Ibid. 1973. Vol. 10, N 2. P. 197—210.

Massoud Z., Vannier G. Présence de sécrétions cireuses chez les Collembolles // C. r. Acad. sci. 1965. Vol. 260. P. 4819—4820.

Massoud Z., Vannier G. Revision du genre *Neelus* Folsom, 1896 (Collembola) et description de *Neelus labralisetosus* n. sp. des Iles Salomon // Rev. ecol. et biol. sol. 1967. Vol. 4, N 4. P. 625—637.

McMillan J. H. Laboratory observations on the food preference of *Onychiurus armatus* (Tullb.) Gisin (Collembola: Onychiuridae) // Ibid. 1976. Vol. 13, N 2. P. 353—364.

McMillan J. H. A method for determining the sex of living Collembola // Ibid. 1980. Vol. 17, N 2. P. 277—279.

- Mertens J., Blancquaert J. P., Bourgoignie R. Aggregation pheromone in *Orchesella cincta* (Collembola) // *Ibid.* 1979. Vol. 16, N 3. P. 441—447.
- Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow / Ed. J. Phillipsen. Oxford: Paris: UNESCO, 1971. 303 p.
- Mills J. T., Sinha R. N. Interactions between a Springtail *Hypogastrura tullbergi* and soil Borne Fungi // *J. Ecol. Entomol.* 1971. Vol. 64, N 2. P. 398—401.
- Moen P., Ellis W. N. Morphology and taxonomic position of *Podura aquatica* (Collembola) // *Entomol. Gener.* 1984. Vol. 9, N 4. P. 193—204.
- Moore J. C., Snider R. J., Robertson L. S. Effect of different management practices on Collembola and Acarina in corn production systems. I. The effects of notillage and atrazine // *Pedobiologia.* 1984. Bd. 26. S. 143—152.
- Motta S., Petralio A. Migrazioni verticali a „breve termine“ dei microarthropodi nel suolo della lacceta di Monte Minardo (Etna) // *Animalia.* 1979. Vol. 6, № 1/3. P. 143—170.
- Moursi A. A. The lethal doses of CO₂, N₂, NH₃ and H₂S for soil Arthropoda // *Pedobiologia.* 1962. Bd. 2. S. 9—14.
- Mutt Mari J. A. A classification of the Orchesellinae with a key to the Tribes, Genera and Subgenera (Collembola, Entomobryidae) // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1980a. Vol. 73, № 4. P. 455—459.
- Mutt Mari J. A. A new tribe for *Corynothrix borealis* Tullberg 1876 and complements to its description (Collembola: Entomobryidae: Orchesellinae) // *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 1980b. Vol. 82, № 4. P. 675—680.
- Mutt Mari J. A. A revision of *Heteromurus* s. str. (Insecta, Collembola, Entomobryidae) // *Trans. Ill. State Acad. Sci.* 1980c. Vol. 72, № 3. P. 29—50.
- Naglitsch F., Grabert D. Zur Fragen des biogenen Abbaues von Stroh unter kontrollierten Versuchsbedingungen // *Pedobiologia.* 1968. Bd. 7. S. 353—361.
- Najt J. Un nouveau de Collembole Isotomidae du Népal: *Jestella siva* n. g. n. sp. // *Nouv. rev. entomol.* 1977. Vol. 7, № 4. P. 363—375.
- Najt J. Contribution à l'étude de la phylogénese et de l'écomorphose chez les Isotoma: le sous-genre *Gnathisotoma* (Collembola, Isotomidae) et l'espèce-souche I. (*Desoria*) *sjellbergi* n. sp. // *Bull. Mus. nat. hist. natur.* 1981. A3, № 2. P. 415—430.
- Najt J. Modifications morphologiques liées à l'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae: Proc. V Intern. Coll. Apterygota, Louvain-la-Neuve // *Pedobiologia.* 1983. Bd. 25, H. 5. S. 337—348.
- Nosek J. The investigation on the Apterygoten fauna on the Low Tatras // *Acta Univ. Carol. Biol.* 1967. № 5/6. P. 349—528.
- Nosek J., Ambroz Z. Apterygotenbesatz und mikrobielle Aktivität in Böden der Mederen Tatras // *Pedobiologia.* 1964. Bd. 4. S. 222—240.
- Paclt J. Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena: Fischer. 1956. 258 S.
- Palévody C. Relations entre le cycle reproducteur et les mues chez *Folsomia candida* (Collembola, Isotomidae): Application l'établissement d'une chronologie relative du développement ovarien // *Ann. sci. natur. Zool. et biol. anim.* 1974. Vol. 16, № 2. P. 119—132.
- Palissa A. Die Tierwelt Mitteleuropas. 1. Apterygota. Leipzig, 1964. 405 S.
- Paulus H. F. The ultrastructure of the photosensible elements in the eyes of Collembola and their orientation (Insecta) // *Inform. Process. Visual Syst. Arthropods.* Berlin, 1972. S. 55—59.
- Petersen H., Luxton M. Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // *Oikos.* 1982. Vol. 39. P. 287—388.
- Persson T., Lohm U. Ecological significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil // *Ecol. Bull.* 1977. Vol. 23. P. 1—211.
- Poinsot N. Cas d'anhydrobiose chez le Collembole *Subisotoma variabilis* Gisin // *Rev. écol. et biol. sol.* 1968. Vol. 4. P. 585—586.
- Poinsot N. Nouveaux exemples de comportement constructeur chez les Collemboles Isotomidae // *Rev. comport. anim.* 1970. Vol. 4, № 1. P. 59—63.
- Poole T. B. A study of the distribution of soil Collembola in three small areas in a coniferous woodland // *Pedobiologia.* 1964. Bd. 4, H. 1. S. 35—42.
- Prat B., Massoud Z. Etude de la communauté des Collemboles dans un sol forestier. II. Evolution du peuplement // *Rev. écol. et biol. sol.* 1981. Vol. 18, № 1. P. 59—76.
- Progress in soil zoology / Ed. P. W. Murphy. L.: Butterworthes, 1962.
- Richards W. R. Generic classification, evolution and biogeography of the Sminthuridae of the world (Collembola) // *Mem. Entomol. Soc. Canad.* 1968. № 53. P. 1—54.
- Ruppel H. Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collembolen // *Zool. Jb. Physiol.* 1953. Bd. 64. S. 429—598.
- Rusek J. Eine Präparationstechnik für Springschwänze und ähnliche Gliederfüßer // *Mikrokosmos.* 1975. H. 12. S. 378—381.
- Rusek J. Ecological specialisation in some Mesaphorura species (Collembola, Tullbergiinae). Ecology niche separation in soil // *Acta entomol. bohemosl.* 1979. Vol. 76, № 1. P. 1—9.
- Rusek J., Weyda F. Morphology, ultrastructure and function of pseudocelli in *Onychiurus armatus* (Collembola, Onychiuridae) // *Rev. écol. et biol. sol.* 1981. Vol. 18, № 1. P. 127—133.
- Salmon J. T. An index to the Collembola // *Bull. Roy. Soc. N. Z.* 1964. Vol. 7, № 1/3. P. 1—651.
- Schaller F. Biologische Beobachtung an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen // *Zool. Jb. Abt. 3.* 1950. Bd. 78, № 516. S. 506—525.
- Schaller F. Collembola (Springschwänze) // *Hdb. Zool. Berlin.* 1970. Bd. 4 (2). H. 2/1. S. 1—72.
- Snider R. The chaetotaxy of North American *Lepidocyrtus* s. str. (Collembola: Entomobryidae) // *Contrib. Amer. Entomol. Inst.* 1967. Vol. 2, № 3. P. 1—28.
- Sømme L. Cold-hardiness of *Cryptopygus antarcticus* (Collembola) from Bouvetoya // *Oikos.* 1978. Vol. 31. P. 94—97.
- Sømme L., Cornadi-Larsen E. M. Anaerobiosis in overwintering collembolans and oribatid mites from windswept mountain ridges // *Ibid.* 1977. Vol. 29. P. 127—132.
- Soudek S. Fauna lesni hřabanky // *Sb. VřZ Lesn. řak. Brne.* 1928. Roc. 8. S. 1—25.
- Stach J. The Apterygoten fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of Insects // *Acta Monogr. Mus. Hist. Natur. Cracoviae: Family Isotomidae.* 1947. 488 p.; Families Neogastruridae and Brachystomellidae, 1949a. 341 p.; Families Anuridae and Pseudachorutidae, 1949b. 122 p.; Family Bilobidae, 1951. 97 p.; Family Onychiuridae, 1954. 219 p.; Families Neelidae and Dicyrtomidae, 1956. 113 p.; Family Sminthuridae, 1957. 287 p.; Tribe Orchesellini, 1960. 151 p.; Tribe Entomobryini, 1963. 140 p.
- Szeptycki A. Morpho-systematic studies on Collembola. III. Body chaetotaxy in the first instars of several genera of the Entomobryomorpha // *Acta zool. Cracov.* 1972. T. 17, N 15. P. 341—372.
- Szeptycki A. Chaetotaxy of the Entomobryidae and its phylogenetical significance. Morpho-systematic studies on Collembola. IV. Warsaw; Krakow, 1979. 216 p.
- Takeda H. Ecological studies of Collembolan populations in a pine forest soil. II. Vertical distribution of Collembola // *Pedobiologia.* 1978. Bd. 18. S. 22—30.
- Takeda H. A long term study of life cycles and population dynamics of *Tullbergia yosii* and *Onychiurus decemsetosus* (Collembola) in a pine forest soil // *Ibid.* 1983. Bd. 25. S. 175—185.
- Takeda H. A long term study of life cycle and population dynamics of *Folsomia octoculata* Handschin (Insecta: Collembola) in pine forest soil // *Res. Pop. Ecol.* 1984. Vol. 26, N 1. P. 188—219.
- Tamura H., Mihara I. Preliminary report on changes in the life cycle of Collembola with altitude // *Rev. écol. et biol. sol.* 1977. Vol. 14. P. 37—38.
- Thibaud J.-M. Données sur l'intermue et les températures lethales chez quelques espèces d'insectes collembolens poduromorphes // *Ann. Speleol.* 1975. Vol. 30, N 1. P. 187—194.
- Thibaud J.-M. Structure et régression de l'appareil oculaire chez les Insectes Collembolens // *Rev. écol. et biol. sol.* 1976. Vol. 13, N 1. P. 173—190.
- Thibaud J.-M. Limite temporelle de résistance au jeûne partiel chez les Insectes Collembolens // *Ibid.* 1981. Vol. 18. P. 391—396.
- Tillyard R. J. The evolution of the class Insecta // *Roy. Soc. Tasman. Spec. Publ.* 1930. P. 1—89.
- Törne E., von. Collembolen als Indikatoren von Rotteprozessen // *Soil organisms* / Eds. J. Doeksen, J. van der Drift. Amsterdam: North-Holland Publ. Comp., 1962. P. 332—336.
- Törne E., von. Beobachtungen von tierischen Sukzessionen während der Rotte von Getreides-troh. (1) // *Albrecht-Thaer-Arch.* 1964. Bd. 8, H. 1/3. S. 193—213.
- Törne E., von. Beispiele für indirekte Einflüsse von Bodentieren auf die Rotte von Zellulose // *Pedobiologia.* 1967. Bd. 7, H. 2/3. S. 220—227.
- Törne E., von. Experimentelle Motivation systemökologischer Deutungen von zootischen Aggregationen in Boden // *Ibid.* 1974. Bd. 14, H. 2/5. S. 324—338.
- Tuxen S. L. The phylogeny of Apterygota and on phylogeny in general // *Boll. zool. Suppl.* 1980. Vol. 47. P. 27—34.
- Uchida H. Tentative key to the Japanese genera of Collembola in relation to the world genera of this order. I // *Sci. Rep. Hirosaki Univ.* 1971. Vol. 18, N 2.
- Uchida H. Tentative key to the Japanese genera of Collembola, in relation to the world genera of this order. II // *Ibid.* 1972 a. Vol. 19, N 1. P. 19—42.
- Uchida H. Tentative key to the Japanese genera of Collembola in relation to the world genera of this order. III // *Ibid.* 1972 b. Vol. 19, N 2. P. 37—72.
- Ulber B. Einfluss von Zuckerübenherbiziden auf Mortalität und Verhalten von *Onychiurus fimatus* Gisin (Collembola, Onychiuridae) // *Ztschr. angew. Entomol.* 1979. Bd. 87, H. 2. S. 143—153.
- Uvarov A. W. Decomposition of clover green matter in an arable soil in the Moscow region // *Pedobiologia.* 1982. Bd. 24, H. 1. S. 9—21.
- Van der Drift J. The effect of animal activity in the litter layer // *Exp. pedol.* / Eds. E. G. Hallsworth, D. V. Crowford. L.: Butterworths, 1965. P. 227—235.
- Van der Drift J., Jansen E. Grazing of springtails on hyphal mats and its influence on fungal growth and respiration // *Ecol. Bull.* 1977. Vol. 25. P. 203—209.
- Vannier G. Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Paris, 1970. P. 23—258.
- Vannier G. Étude de la rétention hydrique chez l'insecte Collembole *Tetrodontophora bielanensis* // *Pedobiologia.* 1975. Bd. 15. S. 68—80.
- Vannier G. Relations trophiques entre la microfaune et la microflore du sol; aspects qualitatifs et quantitatifs // *Boll. zool.* 1979. Vol. 46. P. 343—361.
- Vannier G., Thibaud J.-M. Relation entre l'activité motrice d'une espèce de Collemboles cavernicoles et les variations de température dans son biotope // *Rev. écol. et biol. sol.* 1971. Vol. 8, N 2. P. 261—286.
- Vannier G., Verhoef H. A. Effect of starvation on transpiration and water content in the populations of two co-existing Collembola species // *Comp. Biochem. and Physiol. A.* 1978. Vol. 60. P. 483—489.

Van Straalen N. M. Comparative demography of forest floor Collembola populations // Oikos. 1985. Vol. 45. P. 253—265.

Van Straalen N. M., Joosse E. V. Temperature responses of egg production and egg development in two species of Collembola // Pedobiologia. 1985. Bd. 28. S. 265—273.

Visser S., Whittaker Y. B., Parkinson D. Effects of Collembolan grazing on nutrient release and respiration of a leaf litter inhabiting fungus // Soil Biol. and Biochem. 1981. Vol. 13. N 3. P. 215—218.

Waldorf E. S. Variations in cleaning between the sexes in *Sinella coeca* (Collembola: Entomobryidae) // Psyche. 1974. Vol. 81, N 2. P. 254—257.

Walter H. Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Funktionsmorphologie der strechend-saugenden Mundwerkzeugen der Collembola // Zool. Jb. Abt. 2. 1963. Bd. 81. S. 27—100.

Weigmann G. Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden in Grenzbereich Land-Meer (Collembola. Insecta — Oribatei, Acari) // Ztschr. wiss. Zool. Leipzig. 1973. Bd. 186. S. 295—391.

Witcamp M. Seasonal fluctuations of the fungus flora in mull and mor of on oak forest // Thes. Wash. Med. Biol. 1960. Vol. 46. P. 1—51.

Witcamp M., Crossley D. A. The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter // Pedobiologia. 1966. Bd. 6. H. 3. S. 293—303.

Yosii R. Monographie zur Höhlencollembolen Japans // Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ. 1956. Vol. 3. P. 1—109.

Yosii R. Studies on the Collembolan genus *Hypogastrura* / Amer. Midland Nat. 1960. Vol. 64. P. 257—281.

Yosii R. Phylogenetische Bedeutung der Chaetotaxie bei den Collembolen // Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ. 1961. Vol. 12. P. 1—37.

Yosii R. Studies on the Collembolan genus *Hypogastrura*. II. Nearctic forms collected by prof. Bonet // Ibid. 1962. Vol. 13. P. 1—25.

Yosii R. On some Collembola of Hindukush, with notes on *Isotoma Bourlet* and its allies // Res. Kyoto Univ. Sci. Exp. Karakorum Hinduk. 1963. Vol. 4, N 1. P. 3—42.

Yosii R. Studies on the Collembolan family Tomoceridae to Japanese forms // Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ. 1967. Vol. 20. P. 1—54.

Yosii R. On some Collembola of Japan and adjacent countries. II. // Ibid. 1970. Vol. 23, N 1. P. 1—32.

Yosii R. Collembola of Khumbu Himal // Khumbi Himal. 1971. Vol. 4, N №. P. 80—130.

Yosii R. Structure and chaetotaxy of labrum as the taxonomic character of Collembola // Rev. écol. et biol. sol. 1976. Vol. 13, N 1. P. 233—239.

Yosii R. Critical check list of the Japanese species of Collembola // Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ. 1977. Vol. 25, N 2. P. 141—170.

Yoshi R. Lepidocyrtid collembola of Sabah // Entomol. Rep. Sabah Forest Res. Centre. 1982. Vol. 5. P. 1—43.

Zettel J. Age dependance of cold hardiness in *Isotoma hiemalis* and some other springtails // CRYO-letters. 1982. Vol. 3. P. 311.

Zettel J. Some aspects of the cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* (Collembola) // Pedobiologia. 1983. Bd. 25. S. 263.

Zettel J. Cold hardiness strategies and thermal hysteresis in Collembola // Rev. écol. et biol. sol. 1984. Vol. 21, N 2. P. 189—203.

Zettel J. The significance of temperature and barometric pressure changes for the snow surface activity of *Isotoma hiemalis* (Collembola) // Experientia. 1984b. Vol. 40, N 12. P. 1369—1371.

Zettel J., Allmen H., von. Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolen-Arten in den Berner Voralpen // Rev. suisse zool. 1982. Vol. 89, N 4. P. 927—939.

Zinkler D. Karbohydrasen Streubewohner der Collembolen und Oribatei // Organisms du sol et production primaire: IV Colloquium pedobiol. Dijon, Paris. 1971. P. 229—234.

УКАЗАТЕЛЬ РОДОВ И ПОДРОДОВ*

Absolonia 94
Acanthisotoma 155
Acanthocyrtus 167
Acherongia 58, 61, 65, 70, 76, 82
Acherontides 61, 66, 70, 79, 82
Acherontiella 61, 66, 70, 83
Acherontiellina 66, 83
Acheroxenylla 66, 77, 81
Achorutes 125
Achorutoides 109
Acrocyrtus 160, 161, 166
Actaletes 9, 68, 156, 157
Adbiloba 119, 121, 126
Adicranus 93
Affinichiurus 91
Afrodontella 100
Afroseira 163
Afrosminthurus 179
Agrenia 20, 28, 29, 33, 137, 149, 153, 154
Agreniella 76
Akabosia 169, 171
Albanura 121, 127
Allacma 29, 38, 39, 178, 180, 181, 183, 192
Allaphorura 93
Alloscopus 162
Americabrya 158, 161, 166
Americanura 121, 122
Amerus 176
Anachorutes 83
Ancistracanthella 63, 72, 75
Andiella 196
Anoura 125
Anura 125
Anurachorutes 60, 105, 110, 111, 114
Anurida 11, 17, 23, 33, 34, 35, 60, 102, 103, 105, 106, 107, 111, 114, 115
Anuridella 25, 102, 105, 110, 111, 114
Anurodes 114
Anurophorus 11, 25, 34, 35, 41, 62, 133, 135, 144, 153
Anurophorouzelia 139
Aphaenomurus 170, 173
Aphoromma 106, 115
Aphorura 93
Apoeona 156
Appendisotoma 32, 138, 139, 145, 146, 151
Archaphorura 91
Archisotoma 33, 41, 135, 138, 142, 148, 149
Architomocerura 172
Argonychiurus 94
Arrhopalites 11, 13, 34, 35, 37, 68, 180, 184, 186, 188

Ascocyrtus 160, 166
Asphyrotheca 187
Astephanus 144
Augenius 93
Australotomurus 157
Austrodontella 99, 100
Austrosminthurus 179, 180
Axelsonia 153, 154
Axenylloides 60, 97, 99, 100, 101

Bachatullbergia 94
Balkanura 119, 121, 127
Ballistura 34, 135, 147, 150, 153
Barbagastrura 65
Beckerella 66
Beckerellodes 66
Betschurinus 184, 193, 199
Biacanthella 75
Biacantha 138
Biclavella 125
Biloba 110, 125, 126
Bilobella 61, 117, 118, 119, 121, 123, 126, 129
Biscoia 66
Blax 125
Blissia 140
Boernerella 144
Boerneria 95, 129
Bonetogastrura 66, 72, 79
Bonerura 147, 148
Bothriovulsus 197
Botryanura 165
Bourletides 181
Bourletiella 33, 38, 67, 180, 181, 183, 186, 193, 196
Bovicornia 36
Brachygastrura 108
Brachystomella 20, 24, 33, 60, 102, 103, 105, 106, 108

Callinura 171
Calistella 165
Calvatomina 179, 197, 198
Calx 161, 164
Campylothorax 28
Cansilianura 121, 124, 126
Caprainea 13, 183, 192
Caputanurina 17, 60, 110, 116, 117
Cassagnaudina 106, 111, 114
Catalanura 121, 129
Caucasanura 61, 121, 123, 124, 126
Caufrenylloides 99, 100
Cavernobrya 165
Cephalotoma 145

*Латинские названия, данные курсивом, — синонимы; цифры: курсив — ссылка на рисунок; полужирный шрифт — ссылка на диагноз

Ceratophysella 17, 24, 33, 58, 60, 63, 65, 66, 68,
70—72, 74, 75, 76, 79
Ceratrimeria 101, 106, 110, 111, 113
Chaetophorura 85, 87, 89, 97
Cheirotoma 153, 155
Chinogastrura 76
Chisotoma 151
Chondracherutes 108
Choreutina 61, 66, 71, 77, 79
Christobella 118, 121, 123, 124, 129
Cistioceras 76
Clingmantha 67
Clavisotoma 146, 150
Cliforga 151
Coecobrya 160, 165
Collophora 179, 180, 183, 184, 188
CosxHaGrq 39ж 161, 162
Coecoloba 20, 121, 129, 130, 131
Coecarrhopalites 188
Coloburella 133, 135, 144, 147
Colonavis 109
Conotelsa 106, 109
Coreanura 121, 129, 130
Cosberella 83
Cranisotoma 150
Cribrochirus 97
Crossodonthina 121, 129, 130
Cryptonura 121, 124, 125
Cryptopygus 25, 35, 39, 40, 41, 134, 135, 141,
146, 151
Cyclograna 75
Cyphoda 167, 168, 169
Cyphoderellopsis 175
Cyphoderopsis 171
Cyphoderus 11, 34, 65, 167, 168, 169

Dagamaea 143, 151
Dalianus 189, 190, 193
Degeeria 165
Degeerina 165
Delatheca 191
Denigastrura 65
Denisiella 36
Desertia 158, 161, 163
Desoria 138, 142, 152, 153, 155, 156
Deuteraphorura 93
Deuterolubbockia 139
Deuteromminthrus 38, 67, 193, 196
Deutonura 26, 61, 103, 118, 119, 121, 125, 129
Dicranocentruga 171
Dicyrtoma 183, 186, 195, 197
Dicyrtomina 28, 36, 178, 183, 189, 195, 198
Dimorphaphorura 91
Dimorphiella 140
Dimorphotoma 11, 135, 138, 140, 147
Discocyrtus 166
Disparrrhopalites 192, 193
Doutnacia 85, 96
Drepanocyrtus 163
Drepanosira 158, 161, 164
Drepanura 160, 161, 164

Endonura 110, 118, 121, 123, 124, 126
Entomobrya 6, 11, 20, 24, 27, 33, 34, 40, 48, 50,
64, 156, 157, 158, 159, 161, 164, 165
Entomobryoides 20, 26, 159, 160, 161, 165
Eosotoma 151

Euaphorura 93
Euisotoma 155
Euheteromurus 162
Eutomocerus 173

Fasciosminthrus 196
Folsomia 25, 34, 35, 37, 39, 43, 45, 49, 51, 62, 135,
137, 141, 149
Folsomides 62, 135, 146, 149, 150
Folsomidiella 150
Folsomina 133, 134, 135, 141, 149, 153
Folsomotoma 156
Franzura 71, 72, 75
Friesea 33, 60, 102, 103, 105, 106, 108, 109
Frisonia 135, 151
Furculanurida 103, 106, 111, 113

Gamachorutes 110, 111, 112
Gastranurida 110, 111, 114
Ghirkanura 61, 121, 123, 124, 127
Gibberathrix 183, 196, 198
Gisineia 102, 105, 106, 108
Gisinianus 190, 199
Gisinurus 192, 193
Gnathisotoma 140, 142, 155
Gnathocephalus 113
Gnathofolsomia 141, 142
Gnathogastrura 65
Gomphiocephalus 66
Granaturida 102, 106, 111, 116
Granisotoma 147, 150, 152
Granuliphorura 85, 89, 97
Gulgastrura 65, 68, 70, 76, 79, 82
Guthriella 138, 140

Halisotoma 156
Haloentomobrya 159, 160, 161, 163
Haloxenylla 61, 66, 68, 70, 79, 82
Handschiniella 93
Harlomillsia 174, 175
Hemisomia 150
Hemisotoma 151
Heteraphorura 93
Heteromurodes 162
Heteromurtrella 162
Heteromurus 11, 39, 64, 159, 161, 162
Heteronychiurus 93
Heterosminthrus 33, 189, 193, 194
Himalanura 157, 158, 163, 164
Hoffia 80
Holotoma 141
Holotomodes 141
Homaloproctus 84, 86, 89
Homidia 160, 161, 164
Hydroisotoma 133, 135, 136, 140, 149, 150
Hydropodura 175
Hymenaphorura 84, 86, 93
Hymenaphorurodes 93
Hypanurida 115
Hypogastrura 6, 14, 17, 18, 20, 23, 24, 29, 33, 34,
36, 40, 41, 42, 46, 50, 58, 66, 68, 70, 71, 72, 74,
75, 77, 79
Hypogastrurus 75

Ianstachia 148
Indothea 187
Indoscopus 157, 162
Isotobryoides 165

Isotoma 14, 20, 24, 25, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 36,
37, 40, 41, 45, 48, 49, 51, 63, 133, 134, 137,
138, 140, 142, 152, 153, 154, 155, 156
Isotomiella 34, 47, 49, 63, 133, 137, 145, 153
Isotomina 151
Isotomodella 62, 135, 143, 148
Isotomodes 34, 62, 135, 136, 138, 143, 145, 153
Isotomurodes 156
Isotomurus 27, 29, 33, 133, 134, 137, 153, 154

Jacutogastrura 66, 71, 79, 81
Janetshekbrya 29, 157, 158, 161, 167
Jeannenotia 24, 180, 183, 185, 186, 187
Jevania 96

Kalaphorura 13, 59, 85, 90, 92
Karlstajnia 84, 87, 96
Kaszabellina 183, 195, 196
Katiannina 184, 198
Knowltonella 66
Kodiakia 122

Lanzhotia 17, 110, 111, 114
Lathriopyga 23, 36, 105, 121, 122, 123, 129
Lepidocyrtinus 163
Lepidocyrtoides 163
Lepidocyrtus 18, 25, 29bB4, 36, 45, 64, 157, 158,
159, 161, 166
Lepidosira 157, 161, 167
Lethemurus 173
Lipothrix 178, 179, 181, 183, 186, 189, 191
Lipura 93
Litsteria 141
Litsteroides 141
Lobella 118, 119, 122, 129, 131
Lobellina 121, 122, 129, 131
Lophognathella 84, 86, 89, 91
Louisotoma 148
Lubbockia 139
Lubbockiella 75

Macgillivraya 109
Mackenziella 9, 68, 178
Marcuzziella 85, 90, 94
Martynovella 135, 136, 138
Megachorutes 113
Megacyphoderus 168, 169
Megalothorax 34, 37, 68, 175, 176, 177
Mesachorutes 66, 71, 77, 79, 81
Mesaphorura 34, 41, 45, 50, 59, 85—87, 89, 90,
95, 96, 97
Mesira 163
Mesogastrura 61, 66, 71, 77, 79, 80
Metachorudina 113
Metakatianna 198
Metanura 119, 121, 124, 126, 129
Metaphorura 84, 86, 90, 95
Metisotoma 11, 63, 137, 142, 145
Metonychiurus 97
Micranurida 41, 47, 54, 60, 102, 105, 107, 111, 113,
114, 116
Micranurophorus 138, 144
Micraphorura 91
Micrisotoma 138, 142, 150
Microgastrura 17, 35, 58, 60, 65, 68, 70, 71, 76,
79, 80
Microgastrurella 80
Micronychiurus 93

Millsia 175
Millsurus 183, 184, 199
Mitchellania 17, 60, 61, 70—72, 75
Moniezina 154
Monobella 36, 118, 119, 121, 124, 127
Monodontocerus 170, 173
Montachorutes 112
Morulina 9, 25, 33, 61, 103, 105, 122, 132
Morulodes 105, 117, 119, 121, 122
Mucrella 60, 68, 71, 72, 75, 79
Mucracanthus 62, 135, 141, 142, 143
Mucrosomia 141
Multivesicula 85, 87, 89, 96
Myopia 142, 155

Nahuanura 121, 122
Narynia 62, 135, 138, 143, 148, 153
Neachorutes 112
Neanura 23, 35, 37, 61, 102, 105, 118, 119, 120,
121, 123, 124, 125
Neanurella 121, 126
Neelides 175, 177
Neelus 68, 175, 177, 178
Neoafricella 113
Neobeckerella 83
Neocolonavis 109
Neogastrura 75
Neohypogastrura 75
Neonaphorura 59, 85, 90, 94
Neonychiurus 94
Neorchesella 161, 163
Neosminthrus 178, 179, 180, 181, 183, 186, 189,
191, 195, 199
Neosotoma 150
Neotullbergia 90, 94
Neozelandella 113

Octomma 79
Octoacanthella 65
Octodontophora 136, 139
Odontella 29, 35, 60, 97, 99, 100
Odontellina 99, 100
Oligaphorura 18, 84, 86, 90, 91
Oncopodura 65, 174, 175
Ongulogastrura 66, 76, 77, 79, 80
Ongulonychiurus 86, 89, 93
Onychiuroides 94
Onychiurus 17, 23, 25, 31, 41—43, 45, 50, 51, 59,
82, 84, 86, 89, 90, 93
Orchesella 11, 23, 33, 39, 40, 45, 48, 50, 64, 159,
161, 163
Orchesellides 159, 161, 162
Orogastrura 66, 70, 71, 77, 79, 81
Orthonychiurus 93
Oudemansia 105, 110, 111, 112

Pachytoma 18, 63, 133, 134, 135, 147, 148
Pachytullbergia 87
Paidium 166
Paleonura 117, 121, 129, 130
Paleotullbergia 85, 87
Palmanura 121, 122
Panchaetoma 137, 140, 152, 154
Panurotoma 156
Papirinus 178, 179, 181, 183, 184, 189, 195, 199
Papirioides 183, 189, 195, 197
Paranura 17, 61, 117, 118, 121, 124, 129
Paranurophorus 133, 144, 147

Pararrhopalites 16
 Parasinella 165
 Parasira 164
 Parasphyrotheca 181
 Paratullbergia 86, 95, 97
 Parawillemia 65
 Paraxenylla 82
 Parisotoma 142, 156
 Paronychiurus 84, 86, 93, 94
 Paruzelia 139
 Pedisotoma 156
 Pentacanthella 136, 140
 Pentapleotoma 139
 Pettersenia 166
 Philotella 111, 115
 Physurotoma 151
 Plutomurus 35, 170, 171, 173
 Podura 9, 11, 27, 33, 36, 68, 175, 176
 Podurhippis 75
 Pogonogathellus 29, 170, 172
 Pogonognathus 172
 Polyacanthella 109
 Pratanurida 106, 111, 114, 115
 Probolaphorura 59, 83, 84, 85, 89, 90, 91
 Proctostephanus 136, 137
 Prodrepnura 160, 164
 Proisotoma 31, 46, 63, 134, 135, 139, 146, 150, 151
 Proisotomodes 151
 Propeanura 121, 122, 129, 131
 Propexenylla 81
 Prorastriopes 195, 196
 Prosmynthurus 187
 Protachorutes 105, 107, 110, 111, 113, 114
 Protanura 103, 105, 119, 121, 125
 Protanurophorus 139
 Protaphorura 14, 24, 29, 34, 36, 59, 83, 84, 86, 89, 90, 91, 92, 93
 Protaphorurodes 93
 Protentomobrya 5
 Protolobella 131
 Protullbergia 95
 Proxenyllodes 63
 Pseudacherontides 61, 66, 70, 72, 74, 77, 79, 82
 Pseudachorudina 20, 105, 111, 112
 Pseudachorutella 105, 106, 107, 111, 112
 Pseudachorutes 26, 33, 60, 102, 103, 105—107, 109, 110, 111, 112, 113, 114
 Pseudachorutides 112
 Pseudanurida 34, 105, 106, 111, 112
 Pseudanurophorus 62, 135, 137, 138, 144, 148
 Pseudisotoma 153, 154
 Pseudobourletiella 181, 183, 186, 193, 194
 Pseudonychiurus 94
 Pseudofolsomia 62, 135, 136, 137, 149
 Pseudofriesea 109
 Pseudosinella 27, 34, 39, 50, 64, 158, 159, 161, 166
 Pseudosira 163
 Pseudostachia 14, 17, 60, 97, 99, 100
 Pseudoxenyllodes 99, 101
 Psyllaphorura 13, 59, 83, 84, 90, 92, 93
 Ptenothrix 67, 195, 197
 Ptenura 162
 Pteronychella 153, 154, 155
 Pumilinura 121, 123, 124, 127

Ramonychiurus 94
 Rastriones 181
 Rhathumoutes 125

Riozura 121, 129, 130
 Rusekella 102, 103, 111, 115
 Rusekianna 184, 199
 Rhyniella 5, 9
 Salina 171
 Scaphaphorura 85, 86, 87, 89, 97
 Schaefferia 66, 71, 79, 91
 Schoettella 66, 71, 72, 77
 Schoettellodes 116
 Schoturus 75
 Scutisotoma 150
 Secotomodes 63, 135, 138, 142, 145, 149
 Seira 29, 38, 65, 158, 161, 163
 Semicerura 137, 151, 152
 Sensillanura 118, 121, 122, 123
 Sensiphorura 84, 87
 Sensiterga 156
 Serroderus 168, 169
 Setanurida 109
 Sibirichiurus 93
 Sinella 29, 34, 35, 37, 159, 160, 161, 165
 Sira 163
 Sminthurides 29, 33, 34, 37, 67, 180, 181, 183, 185, 186, 187, 193
 Sminthurinus 33, 34, 67, 179, 180, 183, 186, 189, 190, 198, 199

Sminthurotheca 191
 Sminthurus 6, 11, 25, 29, 33, 34, 67, 178, 180, 183, 186, 189, 193, 194, 198
 Smynthurella 190
 Sorensia 156
 Spatulosminthurus 26, 178, 192, 193
 Spelaeogastrura 79
 Sphaeridia 35, 37, 44, 67, 179, 180, 185, 186, 187
 Sphragiphora 113
 Sphyrotheca 178, 179, 183, 186, 191, 199
 Spinachorutes 75
 Spinifacies 75
 Spinisotoma 30, 135, 156
 Spinosellina 187
 Spinotheca 184
 Stachanorema 144, 145, 147
 Stachia 100
 Stachiomella 83
 Stachomia 141
 Stachorutes 106, 107, 111, 113
 Stenacidia 185, 187
 Stenaphorura 86, 90, 94
 Stenogastrura 60, 61, 68, 71, 72, 79
 Stenonychiurus 93
 Stenognathellus 179, 190, 199
 Stenognathriopes 189
 Strongylonotus 166
 Subantarctica 109
 Superodontella 99, 100
 Subisotoma 38, 150
 Supraphorura 93

Tafallia 61, 66, 71, 80
 Tasmanura 113
 Telobella 131
 Temeritas 180, 189, 191
 Tetracanthella 11, 17, 18, 23, 41, 46, 62, 133, 135, 136, 139, 143
 Tetracanthura 155
 Tetraloba 121, 127, 129
 Tetradontophora 9, 33, 38, 59, 84, 86, 89, 90

Thalassaphorura 93
 Thaumanaura 117, 121, 124, 125
 Tiancanthella 135, 136, 139
 Tomocerina 170, 173
 Tomocerus 9, 18, 24, 29, 36, 39, 40, 42, 45, 65, 170, 171, 172, 173
 Tomolonus 170, 171, 173
 Tremoisea 103, 106, 108, 109
 Triacanthella 20, 23, 58, 61, 63, 65, 67, 68, 72, 77, 79
 Triacanthurus 67
 Triaena 109
 Triaenura 109
 Tritomurus 173
 Troglapedetes 169, 171
 Troglapedetina 171
 Troglodinella 166
 Troglaphysa 171
 Tullbergia 11, 45, 51, 87, 95
 Tullbergia 166
 Tuvia 136, 140, 143
 Typhlogastrura 34, 58, 66, 70, 71, 72, 79
 Typhlopodura 162

Uralaphorura 84, 85, 89, 92
 Uralia 92
 Ussuriaphorura 59, 84, 86, 89, 90, 91
 Uzelia 17, 133, 134, 135, 136, 139, 142

Varisotoma 150
 Verhoeffiella 162
 Vertagopus 33, 40, 135, 137, 140, 141, 152, 154
 Vesicephalus 178, 179, 181, 183, 184, 186, 193, 198
 Vesiculotoma 151
 Vitronura 117, 118, 121, 129, 131

Wankeliella 84, 96
 Weberacantha 136, 139, 143
 Willemia 17, 23—25, 28, 41, 54, 58, 61, 66, 68, 70, 71, 76, 77, 80, 87
 Willowsia 33, 158, 161, 167

Xenylla 29, 33, 35, 41, 58, 51, 62, 66, 68, 70, 77, 79, 81, 82, 83
 Xenyllina 65
 Xenyllodes 34, 46, 60, 99, 100, 101
 Xenyllogastrura 66, 70, 74, 77, 79, 81

Yosiides 185, 187
 Yuukianura 23, 61, 121, 129, 130

Zealandmeria 113
 Zebulonina 181

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Общая часть	5
Общая характеристика таксона (С. К. Стебаева)	5
Положение в системе, филогения (С. К. Стебаева)	5
Морфология (С. К. Стебаева)	9
Жизненные формы (С. К. Стебаева)	33
Биология (С. К. Стебаева)	35
Экология (Н. М. Чернова)	38
Распространение. Местообитания	38
Адаптации к основным факторам среды	38
Питание коллембол	41
Структура и динамика популяций	44
Население коллембол	45
Методы исследования (М. Б. Потапов)	52
Особенности обработок различных таксономических групп	54
Специальная часть	57
Подотряд Poduromorpha	57
Определительная таблица семейств	57
Семейство Hymogastruridae (А. Б. Бабенко)	59
Семейство Onychiuridae (Г. М. Ханисламова)	83
Семейство Odontellidae (Н. А. Кузнецова)	97
Семейство Neanuridae (Н. А. Кузнецова)	101
Подотряд Entomobryomorpha (М. Б. Потапов)	132
Определительная таблица семейств	132
Семейство Isotomidae	133
Семейство Actaletidae	156
Семейство Entomobryidae	156
Семейство Cyphoderidae	167
Семейство Paronellidae	169
Семейство Tomoceridae	171
Семейство Oncopoduridae	174
Подотряд Metaxupleona (А. Б. Бабенко)	175
Семейство Poduridae	175
Подотряд Neelipleona (С. К. Стебаева)	175
Семейство Neelidae	175
Семейство Mackenziellidae	178
Подотряд Symphypleona (С. К. Стебаева)	178
Определительная таблица семейств	184
Семейство Sminthuridae	185
Семейство Arrhopalitidae	188
Семейство Katiannidae	188
Семейство Sminthuridae	190
Семейство Bourletiellidae	194
Семейство Dicyrtomidae	196
Литература	200
Указатель родов и подродов	209

Научное издание ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ КОЛЛЕМБОЛ ФАУНЫ СССР

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова
Академии наук СССР

Редактор Э.А. Вишнякова
Художник А.Г. Кобрин
Художественный редактор Н.Н. Власик
Технические редакторы А.Л. Шелудченко, Н.М. Бурова
Корректоры Г.И. Длугач, Н.Ю. Кулагина

ИБ № 37535

Подписано к печати 04.05.88. Т — 08886
Формат 70×100 1/16.

Бумага книжно-журнальная, импортная
Гарнитура Литературная (фотонабор). Печать офсетная
Усл.печ.л. 17,6 + 1,3 вкл. Усл.кр.-отт. 18,9
Уч.-изд.л. 23,8. Тираж 1300 экз.
Тип. зак. 1008. Цена 4 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90
2-я типография издательства "Наука"
121099, Москва Г-99, Шубинский пер., 6